

Т.В. АНДРЕЕВА, В.В. КУЗНЕЦОВ

**КРАТКИЙ КУРС
СРАВНИТЕЛЬНОЙ АНАТОМИИ И ЭВОЛЮЦИИ ЖИВОТНЫХ
(Учебное пособие для студентов биологов)**

КАЗАНСКИЙ ФЕДЕРАЛЬНЫЙ УНИВЕРСИТЕТ

Институт фундаментальной медицины и биологии

Т.В. АНДРЕЕВА, В.В. КУЗНЕЦОВ

КРАТКИЙ КУРС

СРАВНИТЕЛЬНОЙ АНАТОМИИ И ЭВОЛЮЦИИ ЖИВОТНЫХ

(Учебное пособие для студентов биологов)

Казань 2014

УДК 59

Печатается по решению учебно-методической комиссии ИФМиБ

Протокол № 7 от 27 мая 2014 г.

Заседания кафедры биоресурсов и аквакультуры от 7.05.2014 г.

Рецензенты:

кандидат педагогических наук, доцент Лохотская Л.А.;

кандидат биологических наук, доцент Шакирова Ф.М.

Андреева Т.В. Кузнецов В.В.

Краткий курс сравнительной анатомии и эволюции животных. Учебное пособие по курсу «Сравнительная анатомия и эволюция животных» для студентов, обучающихся по направлению «Педагогическое образование». Казань, 2014. – с.

В пособии рассмотрены материалы по сравнительной анатомии и эволюции беспозвоночных и позвоночных животных.

Пособие рекомендовано для студентов биологов отделения педагогического образования, включенное в учебный план ИФМиБ

©Андреева Т.В., Кузнецов В.В., 2014

©Казанский (Приволжский)

федеральный университет, 2014

ОГЛАВЛЕНИЕ

	стр.
Предисловие.....	5
Введение.....	6
Уровни организации животных.....	7
Систематика животных.....	11
Сравнительно-анатомическая характеристика животных и их эволюция:.....	15
– Эволюция кожных покровов животных.....	15
– Эволюция опорно-двигательной системы животных.....	20
– Эволюция мышечной системы.....	20
– Эволюция скелета.....	22
– Эволюция пищеварительной системы животных.....	31
– Эволюция органов дыхания животных.....	40
– Эволюция сосудистой системы животных.....	48
– Эволюция нервной системы животных.....	60
– Эволюция органов чувств животных.....	69
– Эволюция выделительной системы животных.....	72
– Эволюция органов размножения и индивидуального развития животных.....	80
Филогения беспозвоночных и позвоночных животных.....	84
Литература.....	95

ПРЕДИСЛОВИЕ

Данное учебное пособие представляет собой краткий курс по сравнительной анатомии и эволюции животных. Необходимость его подготовки определена тем, что школьные учебники по биологии последнего поколения включают разделы по сравнительной анатомии и эволюции животных.

Пособие может быть рекомендовано студентам старших курсов педагогического отделения при изучении курса по выбору «Сравнительная анатомия и эволюция животных». Оно будет полезным студентам-выпускникам и при подготовке к государственным экзаменам.

Данное пособие может использоваться студентами 1 и 2 курсов как дополнение к учебникам по зоологии беспозвоночных и позвоночных. Кроме того, пособие представляет интерес для учителей биологии, а также выпускников школ при подготовке к ЕГЭ по биологии.

ВВЕДЕНИЕ

Эволюция – это исторический процесс адаптивных преобразований живой природы на разных уровнях организации – от макромолекулярного до биосферы в целом, характеризующийся необратимостью и общей прогрессивной направленностью.

В данном пособии использованы сравнительно-анатомические доказательства эволюции основных типов животных. Особое внимание уделено эволюции позвоночных животных, как наиболее высокоорганизованной, изученной и имеющей важное хозяйственное значение группы.

УРОВНИ ОРГАНИЗАЦИИ ЖИВОТНЫХ

Многообразие животного мира – это результат длительного исторического развития живой природы. На основе общих принципов строения животных выделяют несколько уровней их организации от простых к сложным. При определении уровня организации животных используют принципиальные особенности, характеризующие общий план строения:

- *одноклеточность или многоклеточность;*
- *тип симметрии (лучевая или билатеральная);*
- *особенности закладки основных слоев ткани - эктодермы, энтодермы, мезодермы (однослойные, двухслойные, трехслойные);*
- *наличие или отсутствие полости тела (бесполостные, первичнополостные, вторичнополостные);*
- *тип рта (первичноротые, вторичноротые).*

Уровни организации животных

Одноклеточные животные и их колонии, в которых каждая клетка выполняет функции целого организма. К таким животным относятся все типы простейших: *саркамоستيгофоры, апикомплексы, микро- и миксоспоридии, инфузории* и т.д.

Многоклеточных животных объединяют в три группы: *однослойные, двухслойные и трехслойные.*

Однослойные многоклеточные. Тело таких животных покрыто одним слоем клеток со жгутиками. Под слоем клеток в студенистом веществе расположены пищеварительные клетки. К ним относится *тип Пластинчатые.*

Двухслойные многоклеточные. К этой группе относятся *кишечнополостные.* Тело животных состоит из двух слоев – *эктодермы* и *энтодермы.* Между двумя слоями расположено промежуточное неклеточное вещество – *мезоглея* с отдельными клетками. В каждом слое имеются клетки, выполняющие определенные функции, например, покровные, мускульные.

Иногда к данной группе относят **губок** - несовершенных двухслойных. Их тело также состоит из двух слоев клеток, однако связи между клетками непрочные и клетки могут изменить местоположение и функцию.

Трехслойные животные. Их тело образовано тремя зародышевыми листками: *эктодермой, энтодермой и мезодермой*. К этой группе относятся все остальные животные, начиная с **плоских червей**. Трехслойные животные делятся на три группы: *бесполостных, первичнополостных и вторичнополостных*.

Трехслойные бесполостные многоклеточные. К ним относятся **плоские черви**. Из эктодермы у них образуются покровы, выделительная и нервная системы. Из энтодермы образуется средний отдел кишечника. Из мезодермы – мышцы, половые железы и их протоки, рыхлая соединительная ткань. Полость тела отсутствует, промежутки между органами заполнены соединительной тканью – *паренхимой*.

Трехслойные первичнополостные. К ним относятся **круглые черви**. У них впервые возникает полость тела – *первичная*, или *схизоцель*, за счет разрушения клеток паренхимы. Такая полость тела не имеет эпителиальных стенок и заполнена жидкостью.

Трехслойные вторичнополостные многоклеточные. Вторичная полость тела впервые образуется у **кольчатых червей** и сохраняется у всех последующих высокоорганизованных животных. В отличие от первичной, вторичная полость тела образуется из мезодермы и имеет собственные эпителиальные стенки. В эволюции образование вторичной полости (*целомической*) явилось важным ароморфозом, обеспечивающим постоянство внутренней среды и надежность функционирования внутренних органов.

Вторичнополостные животные по особенностям эмбрионального развития делятся на две группы: *первичноротые и вторичноротые*.

У **первичноротых** в процессе онтогенеза из зародышевого рта (бластопора) образуется настоящий рот, а анальное отверстие формируется на противоположном конце тела. К ним относятся **кольчатые черви, моллюски, членистоногие**.

У вторичноротых из зародышевого рта образуется анус, а рот формируется на противоположной стороне тела. К этой группе относятся **иглокожие, хордовые**.

Типы симметрии. Для животных характерны два основных типа симметрии: *лучевая*, или *радиальная*, и *двухсторонняя*, или *билатеральная*.

Лучевая симметрия считается исходным типом симметрии. Первые многоклеточные имели округлую форму, через центр тела которой можно было провести много плоскостей симметрии. Именно такую симметрию сохраняют личинки большинства современных низших многоклеточных.

С переходом примитивных многоклеточных к сидячему образу жизни лучевая симметрия сохраняется, но становится более ограниченной, так как животные обладали не центром, а осью симметрии, через которую можно провести меньше плоскостей симметрии. К животным с ограниченной лучевой симметрией относятся **губки и кишечнополостные**.

Двухсторонняя симметрия возникает у плоских червей и сохраняется у всех последующих более высокоорганизованных типов. Ее образование связано с более активным образом жизни, обособлением переднего конца, спинной и брюшной сторон тела.

Таким образом, на основе общих принципов строения животных можно выделить несколько уровней их организации. Например, плоские черви – это многоклеточные, двухслойные, бесполостные животные с билатеральной симметрией и первичным ртом. Хордовые – многоклеточные, трехслойные, вторичнополостные животные с двусторонней симметрией и вторичным ртом (таблица 1).

Уровни организации животных

Уровень организации	Зародышевые листки	Тип симметрии	Полость тела	Тип рта	Типы, классы
Одноклеточные и их колонии					Саркомастигофоры, Апикомплексы, Инфузории
Однослойные многоклеточные					Пластинчатые
Двухслойные многоклеточные	Эктодерма, энтодерма	Радиальная			Кишечнополостные (Губки)
Трехслойные многоклеточные	Эктодерма, энтодерма, мезодерма	Билатеральная	Бесполостные (заполнена паренхимой)	Первичный рот	Плоские черви
			Первичная полость		Круглые черви
			Вторичная полость	Вторичный рот	Кольчатые черви Моллюски Членистоногие
					Иглокожие Хордовые

СИСТЕМАТИКА ЖИВОТНЫХ

В данном пособии приводится систематика современных животных, признанная большинством зоологов (Шарова И.Х., 1999; Константинов В.М., Наумов С.П., Шаталова С.П., 2000).

ЦАРСТВО ЖИВОТНЫХ

Подцарство Простейшие, или Одноклеточные (Protozoa)

Тип Саркомастигофоры (Sarcomastigophora)

Подтип Жгутиконосцы (Mastigophora)

Класс Растительные жгутиконосцы (Phytomastigophorea)

Класс Животные жгутиконосцы (Zoomastigophorea)

Подтип Опалины (Opalinata)

Подтип Саркодовые (Sarcodina)

Класс Корненожки (Rhizopoda)

Класс Радиолярии, или Лучевики (Radiolaria)

Класс Солнечники (Heliozoa)

Тип Апикомплексы (Apicomplexa)

Класс Споровики (Sporozoea)

Тип Миксоспоридии (Muxozoa)

Тип Микроспоридии (Microspora)

Тип Инфузории (Ciliophora)

Класс Ресничные инфузории (Ciliata)

Подцарство Многоклеточные (Metazoa)

Надраздел Фагоцителлообразные (Phagocytellozoa)

Тип Пластинчатые (Placozoa)

Надраздел Паразои (Parazoa)

Тип Губки (Porifera, или Spongia)

Класс Известковые губки (Calcispongiae, или Calcareae)

Класс Стекланные губки (Hyalospongiae, или Hexactinellida)

Класс Обыкновенные губки (Demospongiae)

Надраздел Эуметазои (Eumetazoa)

Раздел Лучистые (Radiata)

Тип Кишечнополостные (Coelenterata)

Класс Гидроидные (Hydrozoa)

Класс Сцифоидные (Scyphozoa)

Класс Коралловые полипы (Anthozoa)

Тип Гребневики (Ctenophora)

Класс Гребневики (Ctenophora)

Раздел Билатеральные (Bilateria)

Подраздел Бесполостные (Acoelomata)

Тип Плоские черви (Plathelminthes)

Класс Ресничные, или Планарии (Turbellaria)

Класс Сосальщики (Trematoda)

Класс Моногенеи (Monogenea)

Класс Ленточные черви (Cestoda)

Тип Круглые черви, или Первичнополостные черви (Nemathelminthes)

Подтип Немательминты (Nemathelminthes)

Класс Брюхоресничные, или Гастротрихи (Gastrotricha)

Класс Нематоды (Nematoda)

Подтип Коловратки (Rotifera)

Класс Коловратки (Rotatoria)

Подтип Головохоботные (Cephalorhyncha)

Класс Волосатики (Nematomorpha)

Подтип Скребни (Acanthocephala)

Класс Скребни (Acanthocephala)

Тип Немертины (Nemertini)

Подраздел Целомические (Coelomata)

Тип Кольчатые черви (Annelida)

Класс Первичные кольчецы (Archiannelida)

Класс Многощетинковые (Polychaeta)

Класс Малощетинковые (Oligochaeta)

Класс Пиявки (Hirudinea)

Тип Моллюски (Mollusca)

Класс Панцирные (Polyplacophora)

Класс Беспанцирные (Aplacophora)

Класс Моноплакофоры (Monoplacophora)

Класс Брюхоногие (Gastropoda)

Класс Двустворчатые (Bivalvia)

Класс Лопатоногие (Scaphopoda)

Класс Головоногие (Cephalopoda)

Тип Членистоногие (Arthropoda)

Подтип Трилобитообразные (Trilobitomorpha)

Класс Трилобиты (Trilobita)

Подтип Жабродышащие (Branchiata)

Класс Ракообразные (Crustacea)

Подтип Хелицеровые (Chelicerata)

Класс Мечехвосты (Xiphosura)

Класс Ракоскорпионы, или Гигантские щитни (Gigantostraca)

Класс Паукообразные (Arachnida)

Подтип Трахейнодышащие (Tracheata)

Надкласс Многоножки (Myriapoda)

Класс Симфилы (Symphylla)

Класс Пауроподы (Pauropoda)

Класс Двупарноногие (Diplopoda)

Класс Губоногие (Chilopoda)

Надкласс Шестиногие (Hexapoda)

Класс Насекомые скрыточелюстные (Insecta-Entognatha)

Класс Насекомые открыточелюстные (Insecta-Ectognatha)

Подкласс Первичнобескрылые насекомые (Apterygota)

Подкласс Крылатые насекомые (Pterygota)

Тип Иглокожие (Echinodermata)

Класс Морские лилии (Crinoidea)

Класс Морские звезды (Asteroidea)

Класс Офиуры, или Змеехвостки (Ophiuroidea)

Класс Морские ежи (Echinoidea)

Класс Голотурии (Holothurioidea)

Тип Погонофоры (Pogonophora)

Класс Френуляты, или Уздечковые (Frenulata)

Класс Афренулаты-Вестиментиферы (Afrenulata-Vestimentifera)

Тип Щупальцевые (Tentaculata)

Класс Мшанки (Bryozoa)

Класс Плеченогие (Brachiopoda)

Тип Щетинкочелюстные (Chaetognatha)

Тип Хордовые (Chordata)

Подтип Бесчерепные (Acrania)

Класс Головохордовые (Cephalochordata)

Подтип Личиночнорхордовые (Urochordata), или Оболочники

(Tunicata)

Класс Асцидии (Ascidiae)

Класс Аппендикулярии (Appendiculariae)

Класс Сальпы (Salpae)

Подтип Позвоночные (Vertebrata), или Черепные (Cranialata)

Позвоночные без зародышевых оболочек (Anamniota)

Р а з д е л Б е с ч е л ю с т н ы е (Agnatha)

Класс Круглоротые (Cyclostomata)

Р а з д е л Ч е л ю с т н о р о т ы е (Gnathostomata)

Надкласс Рыбы (Pisces)

Класс Хрящевые рыбы (Chondrichthyes)

Класс Костные рыбы (Osteichthyes)

Надкласс Наземные, или Четвероногие позвоночные (Tetrapoda)

Класс Земноводные, или Амфибии

Позвоночные с зародышевыми оболочками (Amniota)

Класс Пресмыкающиеся, или Рептилии (Reptilia)

Класс Птицы (Aves)

Класс Млекопитающие (Mammalia), или Звери (Theria)

Подкласс Первозвери (Prototheria)

Подкласс Настоящие звери (Theria)

Инфракласс Низшие звери (Metatheria)

Отряд Сумчатые (Marsupialia)

Инфракласс Плацентарные, или Высшие звери (Eutheria)

СРАВНИТЕЛЬНО-АНАТОМИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ЖИВОТНЫХ И ФИЛОГЕНЕТИЧЕСКИЕ СВЯЗИ ЖИВОТНЫХ

ЭВОЛЮЦИЯ КОЖНЫХ ПОКРОВОВ ЖИВОТНЫХ

Покровы многоклеточных представлены кожей и кожными образованиями. Основная функция кожи – защитная. Она обеспечивает связь организма с внешней средой.

Эволюция кожных покровов многоклеточных шла в направлении:

1) усложнения строения от однослойного эпидермиса эктодермального происхождения к двухслойной коже, состоящей из наружного эпителиального слоя и внутреннего (подкожного) соединительного слоя мезодермального происхождения; 2) расширения функций; 3) возникновения защитных образований.

Из кожи образовались многие органы: нервная система, органы чувств, у некоторых органы дыхания, выделения, железы.

У **губок** (самых примитивных многоклеточных) кожные покровы еще не сформированы. Все клетки сходны и выполняют несколько функций: защитную, дыхательную, выделительную, чувствующую.

У **кишечнополостных** уже имеются специальные кожно-мускульные клетки эктодермы.

Настоящие кожные покровы образуются у **плоских червей**. Как и у большинства беспозвоночных, их кожа состоит из одного слоя эпителиальных клеток (исключение иглокожие) эктодермального происхождения.

У **круглых и кольчатых червей** кожа также состоит из однослойного эпидермиса. Кожа червей содержит большое количество желез (слизистых, ядовитых), пигментных клеток, органы химического чувства, а у кольчатых червей еще и щетинки. У всех червей к коже прикрепляются мышцы, образуя кожно-мускульный мешок.

Моллюски. Их кожа образует мантийную складку. У **двустворчатых и брюхоногих моллюсков** клетки мантии производят раковину. Между раковиной и мантией имеется мантийная полость. У **головоногих моллюсков** раковины не образуется, под однослойным эпителием развивается слой соединительнотканых клеток, из которых образуются хрящи, прикрывающие головной мозг и органы чувств.

Членистоногие. Кожа членистоногих выделяет хитиновую кутикулу, выполняющую функцию наружного скелета. Хитиновый покров защищает животных от внешних воздействий. К нему прикрепляются мышцы. Степень развития хитинового покрова у разных классов членистоногих неодинакова.

Так у **ракообразных** хитин пропитан известью и образует панцирь. У **паукообразных** хитиновый покров тонкий и легкий. В составе хитиновой кутикулы у пауков имеется особый наружный слой – *эпикутикула*, защищающая тело от высыхания. У **насекомых** хитиновый покров тонкий на брюшной стороне и более мощный на спинной. Для насекомых характерно наличие в коже различных желез: пахучих, восковых, ядовитых, слюнных, шелкоотделительных. Из кожи образуются органы чувств.

Тип Хордовые. Кожа хордовых животных состоит из двух слоев: *эпителия* (эктодермального происхождения) и *соединительной ткани* (мезодермального происхождения). У низших хордовых – **головохордовых (ланцетника)** кожа состоит из однослойного эпителия и слабо развитой соединительной ткани (кориума).

У **позвоночных** животных эпидермис становится многослойным, а соединительнотканый слой хорошо выражен. Клетки верхнего слоя эпидермиса у наземных позвоночных ороговевают, отмирают и постоянно слущиваются. Нижний слой всегда живой и производит новые слои клеток. Функции кожи позвоночных: защита тела от внешних механических и химических повреждений, воздействия температуры, иссушения, проникновения микробов. Кожа принимает участие в терморегуляции, газообмене и выведении продуктов обмена. В коже расположены рецепторы органов осязания, железы различного назначения.

К о ж н ы е ж е л е з ы х о р д о в ы х . У головохордовых, круглоротых, хрящевых и костных рыб, личинок земноводных имеются только *одноклеточные* железы. *Многоклеточные кожные железы* образуются у взрослых амфибий (*слизистые*, у некоторых еще *ядовитые*). Слизь защищает тело земноводных от высыхания и обеспечивает кожное дыхание. Ядовитые железы выполняют защитную функцию.

У **пресмыкающихся и птиц** кожа сухая, ороговевающая, почти не имеет желез. Лишь у немногих пресмыкающихся имеется небольшое количество специализированных желез, в том числе *пахучих*. У птиц, особенно у водоплавающих, развита только *кончикковая железа*, секретом которой смазываются перья. Это обеспечивает не намокание перьевого покрова у птиц.

В коже **млекопитающих** много желез: *потовые, сальные, пахучие, млечные* (видоизмененные трубчатые потовые железы).

З а щ и т н ы е о б р а з о в а н и я к о ж и х о р д о в ы х . Для каждого класса позвоночных характерны особые кожные производные: чешуя, роговые чешуйки, перья, волосы, когти, ногти, рога, копыта.

У **головохордовых** и **круглоротых** кожа голая, специализированных кожных производных нет (рис.1). Кожные образования прогрессивно эволюционированы у позвоночных животных.

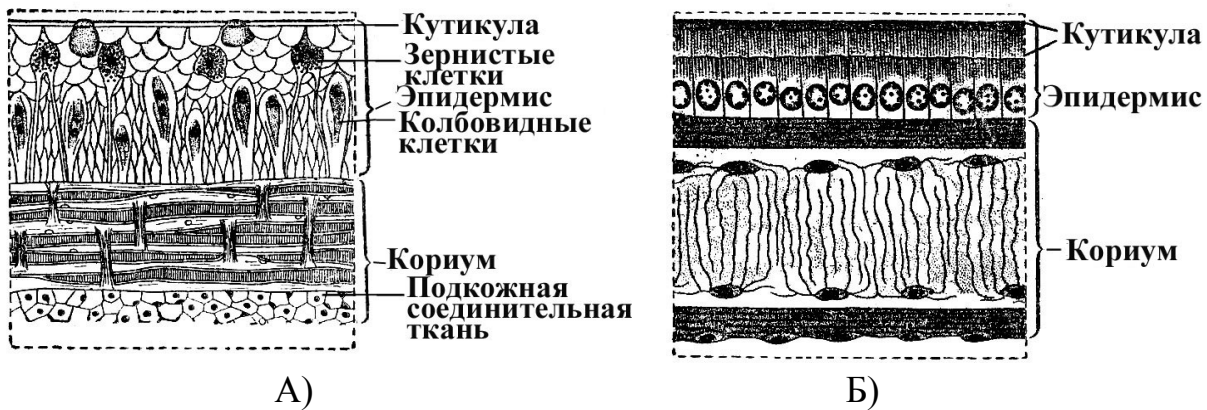


Рис. 1. Кожные покровы ланцетника (А) и круглоротых (Б)

У *хрящевых рыб* в кориуме образуется плакоидная чешуя. У *костных рыб* чешуя ганоидная, космоидная (у древних рыб) и костная у большинства современных рыб (рис. 2).

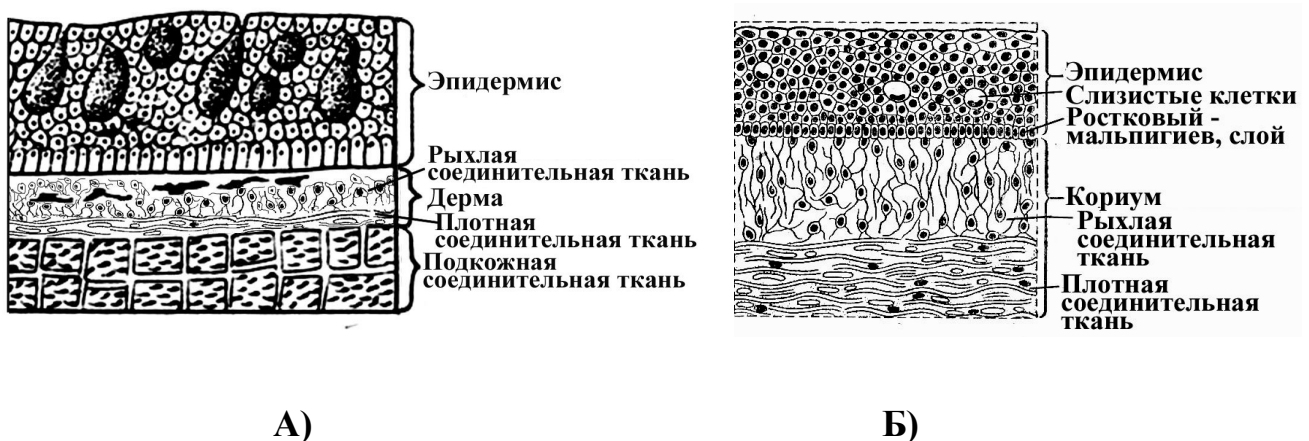
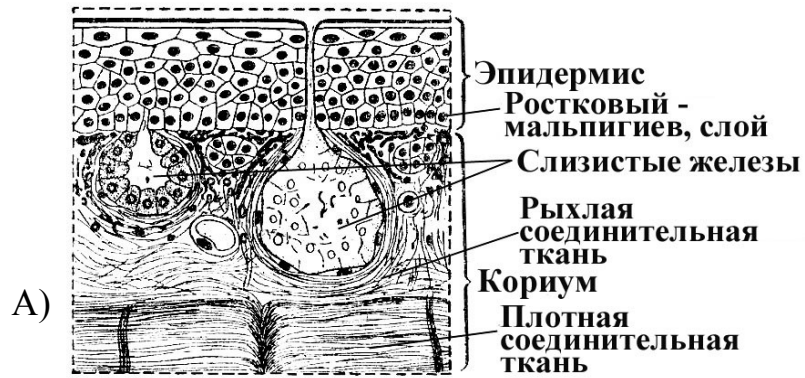


Рис. 2. Кожные покровы хрящевых (А) и костных (Б) рыб

У большинства *земноводных* кожа голая, эпидермис ороговевает только у жаб, но его слой очень тонкий (рис.3).

У *пресмыкающихся* верхний слой эпидермиса ороговевает и образует роговые чешуйки или щитки. В кориуме черепах образуются костные пластинки. Для многих рептилий характерна линька кожных покровов, например, «чулком» у змей, кусками у ящериц (рис. 3).



Б)

Рис. 3. Кожные покровы земноводных (А) и пресмыкающихся (Б)

У *птиц* производными рогового слоя являются перья, клюв, когти, чешуйки на пальцах.

У *млекопитающих* производные рогового слоя — волосы, когти, ногти, кожные мозоли, копыта, рога (рис.4).

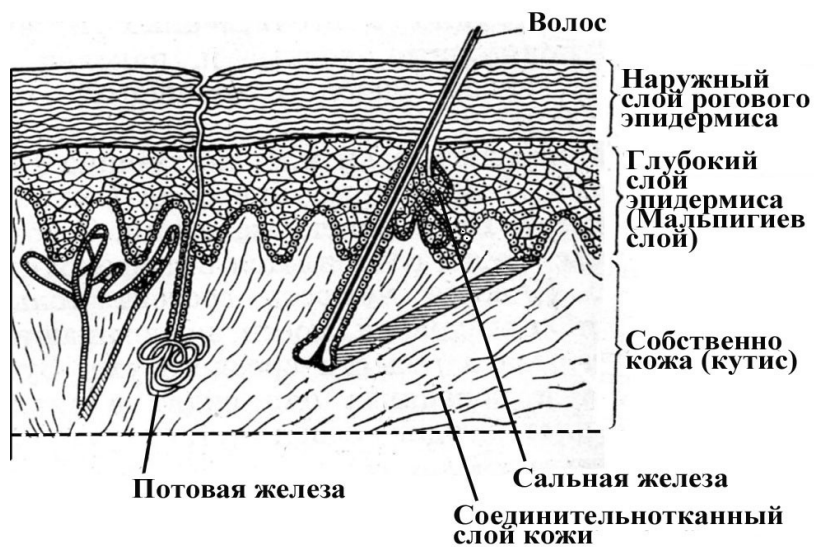


Рис. 4. Строение кожи млекопитающих

Таким образом, эволюция кожных покровов животных несла прогрессивный характер.

ЭВОЛЮЦИЯ ОПОРНО-ДВИГАТЕЛЬНОЙ СИСТЕМЫ ЖИВОТНЫХ

Основными функциями опорно-двигательной системы являются защита внутренних органов, опора и движение. В состав опорно-двигательной системы входят **скелетные образования**, образующие опору тела и **мышцы**, согласованная деятельность которых обеспечивает движение и поддержание положения тела в пространстве. Полный комплекс опорно-двигательной системы имеется у позвоночных и некоторых беспозвоночных (иглокожих, членистоногих).

Эволюция мышечной системы

Мышечная система – это совокупность сократительных элементов мышечной ткани, объединенных обычно в мышцы.

У низших многоклеточных - **губок** мышечной ткани нет.

У **кишечнополостных** также нет мускулатуры, но имеются *сократительные волокна*, которые объединяясь с покровными клетками, образуют *эпителиально-мышечные клетки* в эктодерме и энтодерме.

В процессе эволюции первоначально возникает *гладкая* мускулатура. У червей и моллюсков мышечная система обычно состоит из гладких мышц. У большинства червей слои мышц срастаются с кожей и образуют стенку тела – *кожно-мускульный мешок*.

У **плоских червей** мускулатура образована тремя слоями *гладких* мышц: *кольцевыми, продольными, косыми*. Также имеются *спинно-брюшные* мышцы.

У **круглых червей** кожно-мускульный мешок частично редуцирован. Сохраняются только *продольные* мышцы.

У **кольчатых червей** кожно-мускульный мешок становится прочнее. К коже прикрепляются *кольцевые, продольные и косоисчерченные* мышцы, а также *спинные и брюшные*. Наиболее прочный кожно-мускульный мешок у *пиявок*.

Дифференциация мышечной системы на обособленные мышцы связана с развитием скелета: наружного у моллюсков и членистоногих и внутреннего у хордовых.

Членистоногие. У животных этого типа уже образуется *поперечно-полосатая мускулатура*, что в свою очередь привело к совершенствованию двигательной системы. Пучки мышц прикрепляются к хитиновому покрову (наружному скелету).

Тип Хордовые. У *бесчерепных, круглоротых, хрящевых и костных рыб* туловищная мускулатура слабо дифференцирована. Она состоит из метамерно расположенных сегментов - *миомеров* (образованных поперечно-полосатой мышечной тканью), разделенных *миосептами* (образованных соединительной тканью). Мышцы распределены по телу неравномерно: большая часть расположена на спинной стороне и в хвостовой области. Сегменты правой и левой стороны тела расположены ассиметрично. Такое расположение миомеров по телу облегчает изгибание его при плавании. У водных позвоночных мышечные сегменты опираются на позвоночник. Кроме того, у костных рыб в мускулатуре имеются тонкие косточки, скрепляющие миомеры.

У *земноводных* метамерное строение туловищной мускулатуры сохраняется частично. Наиболее четко она выражена у хвостатых и безногих, а у бесхвостых сохраняется только у личинок и в некоторых частях туловища взрослых. Мускулатура амфибий более дифференцирована. Особенно хорошо развиты мышцы конечностей, обеспечивающие плавание и передвижение животных на суше. Спинная мускулатура развита слабее, чем у рыб. Между кожей и туловищной мускулатурой имеется лимфа.

У *пресмыкающихся* скелетная мускулатура более мощная, что связано с большей расчлененностью тела и более значительным развитием пятипалой конечности. Метамерное расположение мускулатуры почти не сохраняется. Впервые образуются *межреберная* (играет важное значение в механизме дыхания), *шейная* и *подкожная мускулатуры*. Хорошо развита мускулатура конечностей.

Птицы. Особенности мышечной системы птиц связаны с их способностью летать. Она более дифференцирована. Наиболее хорошо развиты *грудные* (опускают крыло), *подключичные* (поднимают крыло), *межреберные*, *подкожные мышцы*. Сложно устроена мускулатура *шеи* и *конечностей*.

У *млекопитающих* мускулатура также сложно дифференцирована. Наиболее хорошо развиты *подкожная*, *жевательная мускулатура*, *мышцы спины*, *конечностей*. Только для них характерна *диафрагма*, участвующая в механизме дыхания. Кроме того, хорошо развита *мимическая мускулатура*, особенно у приматов.

Эволюция скелета

Скелет – совокупность твердых тканей в животном организме, служащих опорой тела или отдельных его частей и защищающих его от механических повреждений. У большинства беспозвоночных скелет наружный, у хордовых только внутренний.

У *губок* внутренний скелет представлен известняковыми или кремниевыми иглами – *спикулами*. У некоторых губок иглы склеиваются специальным белком. Спикулы выполняют опорную функцию, препятствуют спадению тела губки.

Кишечнополостные. У коралловых полипов образуется известковый скелет за счет выделения эктодермой подошвы радиальных пластинок – *склеросепт*. Известковые склериты, проникая в мезоглею, создают опору – аналог внутреннего скелета.

У *плоских червей* скелетных образований нет.

У *круглых червей* твердого скелета также нет, но формируется своеобразный *гидроскелет*, образованный давлением жидкости в первичной полости тела.

Моллюски. Для *двустворчатых и брюхоногих моллюсков* характерен наружный скелет в виде *раковины*, кожного происхождения. У *головоногих моллюсков* имеется внутренний скелет в форме *хрящевой капсулы*, защищающей мозг и глаза.

У **членистоногих** имеется наружный скелет, образованный *хитинизированной кутикулой*. К нему прикрепляются мышцы. Наиболее хорошо скелет развит у *ракообразных*. У *насекомых* хитиновый покров более мощный на спинной стороне. У *паукообразных* наружный скелет тонкий и легкий.

Тип хордовые. Одним из главных признаков хордовых животных является *хорда*. У низших хордовых (**бесчерепных**) внутренний скелет представлен только хордой энтодермального происхождения. Хорда представляет собой нечленистый тяж вдоль тела.

У **позвоночных** внутренний скелет усложняется и подразделяется на *скелет головы (череп)*, *осевой скелет туловища (хорда, позвоночник и ребра)* и *скелет конечностей*.

Осевой скелет позвоночных. У **круглоротых, двоякодышащих, кистеперых и осетровых рыб** функцию осевого скелета в течение всей жизни выполняют *хорда*. У большинства позвоночных хорда закладывается в эмбриогенезе, а затем заменяется *позвоночником*.

У **круглоротых** – хорда и нервная трубка окружены общей соединительнотканной оболочкой, в которой образуются хрящевые зачатки верхних дуг позвонков.

Начиная с рыб, функцию осевого скелета выполняет *костно-хрящевой позвоночник*, который в процессе эволюции дифференцировался на отделы.

У **хрящевых рыб** *позвоночник хрящевой* и имеет два отдела: *туловищный и хвостовой*. Позвонки *амфицельного* типа (*двояковогнутые*). Тела позвонков имеют верхние и нижние дуги. Верхние дуги в туловищном и хвостовом отделах сливаются и заканчиваются остистыми отростками. Сросшиеся верхние дуги образуют канал, защищающий спинной мозг. Нижние дуги сливаются только в хвостовом отделе и образуют *гемальный канал*, где расположены хвостовые артерия и вена. В туловищном отделе к коротким нижним дугам причленяются ребра. Грудной клетки у рыб нет.

У **костных рыб** скелет окостеневает. План строения осевого скелета сохраняется как у хрящевых рыб. Позвонки также амфицельного типа.

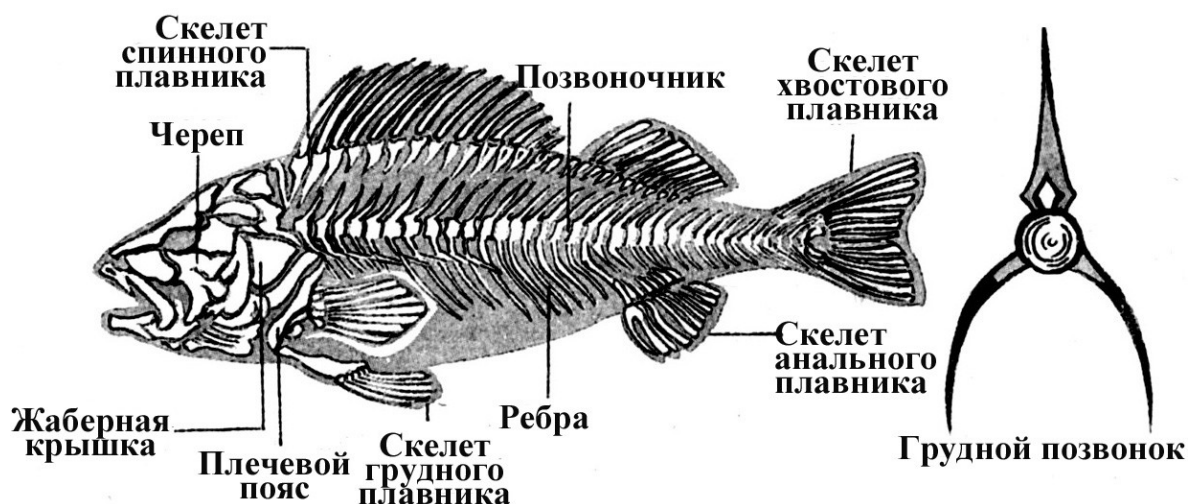


Рис. 5. Скелет костных рыб

Амфибии. В связи с усложнением движения при переходе к жизни на суше происходит большая дифференциация позвоночника на отделы. Позвоночник состоит из 4-х отделов: *шейного, туловищного, крестцового, хвостового*. Шейный и крестцовый отделы имеют только по одному позвонку. Шейный позвонок обеспечивает некоторую подвижность головы, а крестцовый сочленение с тазовым поясом. Число туловищных и крестцовых позвонков у разных амфибий различно. У бесхвостых амфибий хвостовые позвонки срастаются в косточку – *уростиль*. Типы позвонков: у примитивных земноводных сохраняются *амфицельные*, у остальных возникает новый тип позвонков – *процельные* и *опистоцельные*. Появление опистоцельных и процельных позвонков с сочленовными отростками увеличило прочность соединения позвонков, но при этом гибкость позвоночника сохранилась. Настоящие ребра имеются только у безногих, у хвостатых амфибий ребра только зачаточные – «верхние», у бесхвостых ребер нет. Грудной клетки у земноводных нет (рис 6).

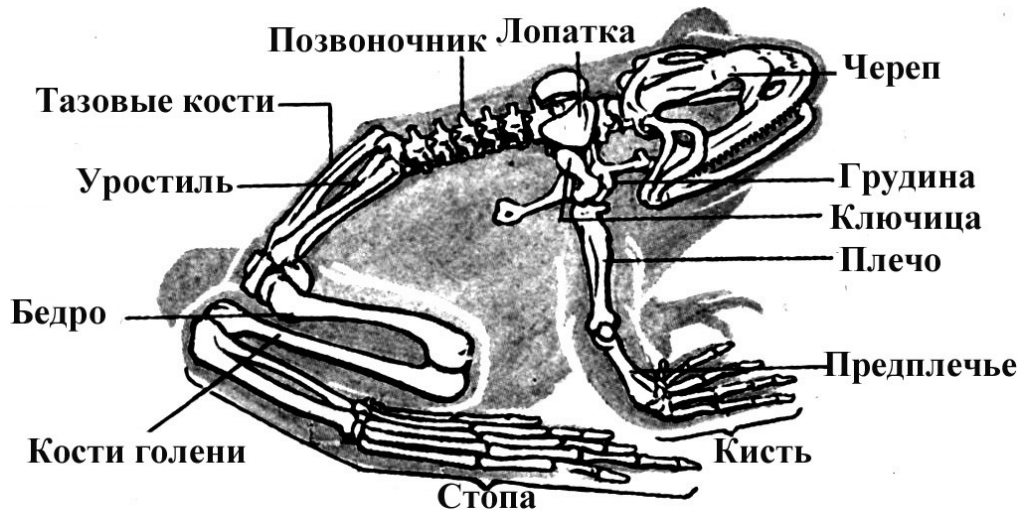


Рис. 6. Скелет лягушки

У наземных позвоночных (пресмыкающихся, птиц, млекопитающих) происходит еще большая дифференциация позвоночника. Он состоит из 5 отделов: шейного, грудного, поясничного, крестцового и хвостового. Увеличивается подвижность головы за счет увеличения количества шейных позвонков и образования двух первых специализированных позвонков — атласа (атланта) и эпистрофея.

У пресмыкающихся позвонки процельные и опистоцельные. У ящерицы шейных позвонков 8, грудно-поясничных — 22, крестцовых — 2, хвостовых — несколько десятков (рис. 7). Для большинства пресмыкающихся характерна грудная клетка. Нет грудной клетки только у змей.

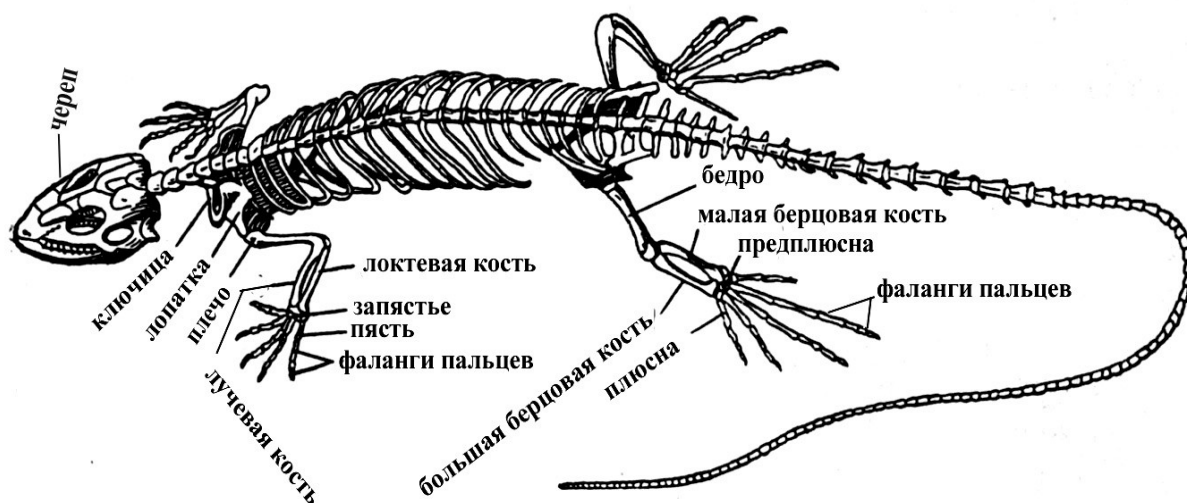


Рис. 7. Скелет ящерицы

Скелет *птиц* имеет ряд особенностей, связанных с приспособлением к полету. Шейный отдел позвоночника длинный и очень подвижный (от 11 до 25 *гетероцельных* позвонков). Грудные позвонки (от 3 до 10) срастаются между собой и с помощью сустава соединяются с крестцом. Поясничные, крестцовые, часть хвостовых позвонков срастаются (от 10 до 22 позвонков). К ним причленяются кости тазового пояса, образуя сложный крестец. В средней части хвостового отдела остаются свободными 5-9 позвонков, последние хвостовые позвонки срастаются в *копчиковую кость* - *пигостиль*.

Грудина широкая. У большинства птиц она имеет киль (нет у страусообразных). Ребра подвижно сочленяются с грудиной и образуют грудную клетку (рис. 8).

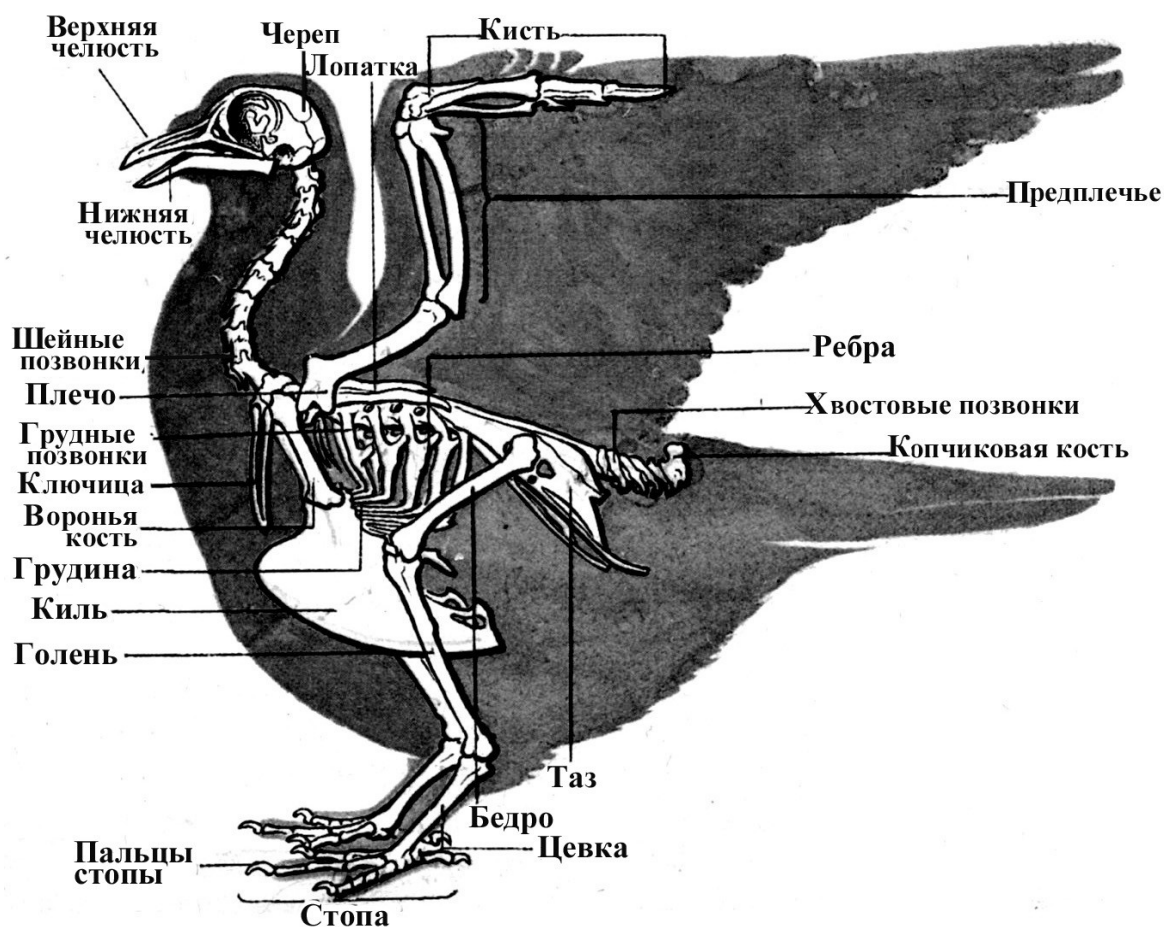


Рис. 8. Скелет голубя

У *млекопитающих* позвонки *платицельные*, разделены *межпозвоночными дисками - минисками*. В шейном отделе 7 позвонков (исключение ламантин – 6 позвонков и ленивцы – от 6 до 10 позвонков). Длина шеи зависит от длины позвонков, а не от их количества. Грудной отдел чаще состоит из 12-15 позвонков. В поясничном отделе имеется от 2 до 9 позвонков, в крестцовом отделе - чаще 4, в хвостовом - от 3 до 49. Имеется грудная клетка (рис. 9).

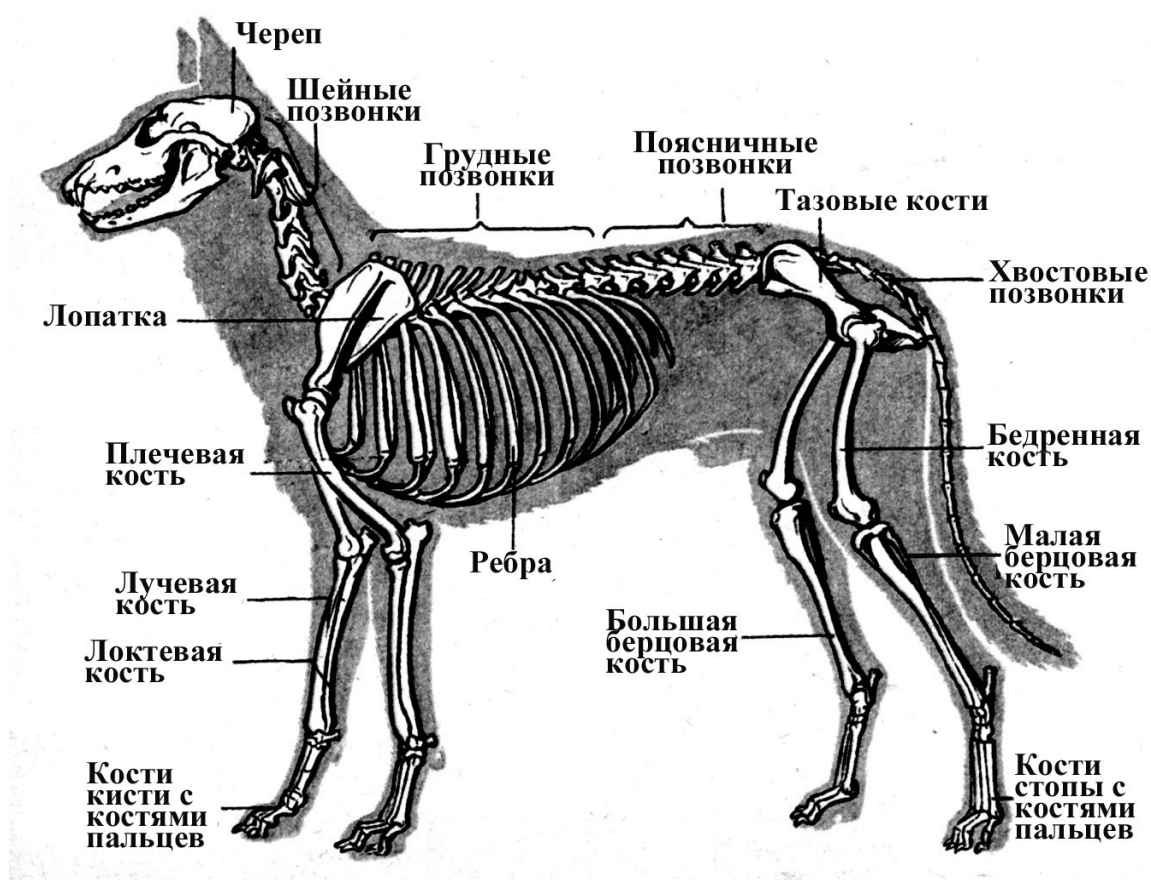


Рис. 9. Скелет собаки

Скелет конечностей позвоночных. Особенности скелета конечностей связаны с приспособлением животных к обитанию в разных условиях среды и к разным способам передвижения.

У водных позвоночных имеются парные и непарные плавники. Скелет *непарных плавников* (спинного, хвостового, анального) состоит из хрящевых или костных лучей, не связанных с другими частями скелета.

Скелет парных конечностей (грудных и брюшных плавников) у **хрящевых рыб** состоит из нескольких отделов. *Грудные плавники* состоят из трех базалий, нескольких рядов радиалий и эластоидиновых нитей. *Брюшные плавники* состоят только из 1-2 базалий, нескольких рядов радиалий и эластоидиновых нитей.

У **костных рыб** в отличие от хрящевых рыб грудные и брюшные плавники устроены проще, они не имеют базалий.

Пояса парных конечностей. У **хрящевых рыб** пояс грудных плавников имеет вид дуги, состоящей из лопаточного и коракоидного отделов. У **костных рыб** имеется первичный и вторичный пояса грудных плавников. Первичный пояс состоит из тех же элементов, как и у хрящевых рыб, к нему прикрепляются кости вторичного пояса. Пояс брюшных плавников рыб имеет вид хрящевой или костной пластинки.

У **наземных позвоночных** со сменой среды обитания парные плавники преобразованы в членистые конечности. Конечности у всех наземных позвоночных устроены по общей схеме.

Передняя конечность

1. Плечо (из плечевой кости).
2. Предплечье (из лучевой и локтевой).
3. Кисть подразделяется на:
 - а) запястье из 9-10 косточек, косточек, располагающихся в три ряда;
 - б) пясть из 5 косточек;
 - в) фаланги пальцев (обычно 5).

Задняя конечность

1. Бедро (из бедренной кости).
2. Голень (из большой и малой берцовой)
3. Стопа подразделяется на:
 - а) предплюсну из 9-10 располагающихся в три ряда;
 - б) плюсну из 5 косточек;
 - в) фаланги пальцев (обычно 5).

В разных классах наземных позвоночных такая схема строения конечностей может видоизменяться из-за особенностей движения. Например, срастание или удлинение элементов у птицы; редукция числа пальцев у копытных; редукция конечностей у змей.

Плечевой пояс наземных позвоночных состоит из трех элементов: коракоида, лопатки, ключицы. Такой полный пояс имеется у амфибий,

пресмыкающихся, птиц, однопроходных млекопитающих. У других млекопитающих происходит редукция коракоида, а ключица сохраняется только у лазающих, летающих, роющих. У копытных и хищников движение конечности в виде маятника, и плечевой пояс не связан прочно с грудной клеткой и позвоночником.

Тазовый пояс наземных позвоночных всегда состоит из трех парных элементов: *седалищных, подвздошных, лобковых*.

Череп делят на *мозговой* (защищает головной мозг и органы чувств) и *висцеральный* (окружает ротовую полость и глотку). Эволюция черепа позвоночных связана с прогрессивной эволюцией мозга, органов чувств, дыхания и способов питания в разных классах.

Впервые череп появился у *бесчелюстных позвоночных*, и представляет собой не полную черепную коробку. *Мозговой череп* миноги состоит из трех хрящей, защищавших мозг с боков и снизу. В нем нет затылочной области. Крыша черепа покрыта соединительной тканью. У миксин имеется только одна подстилающая хрящевая пластинка.

Висцеральный череп у бесчелюстных развит слабо, что связано с особенностью питания путем фильтрации. Он состоит из отдельных хрящей ротовой полости и хрящевой жаберной решетки. Существенный прогресс в развитии черепа произошел у рыб.

Класс Рыбы. Черепная коробка становится полной, остается лишь небольшое отверстие в крыше - *фонтанель*, покрытое соединительной тканью. *Мозговой череп* хрящевой или костный. В связи с развитием органов чувств, в мозговом черепе обособились обонятельные и слуховые капсулы, увеличились глазницы.

Висцеральный череп изменился еще более значительно. Впервые появились челюсти с зубами. Жаберные дуги стали подвижными, а их число сократилось до 5 у хрящевых и до 4 у костных рыб. Висцеральный череп приспособлен к активному захватыванию пищи и к более активному жаберному дыханию. Состоит из трех отделов: *челюстной дуги* (верхняя и нижняя челюсти), *подъязычной дуги* (гиомандибулярий, гиоид, копула) и

жаберных дуг. Следующий этап в эволюции черепа был связан с выходом позвоночных на сушу.

Класс Земноводные. Череп в основном остается хрящевым. *Мозговой череп* еще не больших размеров. В *висцеральном черепе* исчезли жаберная крышка, жаберные дуги, подъязычная дуга, появилось среднее ухо со слуховой косточкой – *стремечко* (образовалось из гиомандибулярия). Висцеральный череп стал выполнять только функцию ротоглоточного механизма насасывания воздуха в легкие. В черепе амфибий появились *два затылочных мыщелка*, с помощью которых голова соединяется с шейным позвонком.

У *пресмыкающихся* произошло полное окостенение черепа. Череп соединен с шейным позвонком *одним мыщелком*. *Мозговой череп* относительно крупнее, чем у земноводных. *Висцеральный череп* выполняет функцию питания и проведения воздуха в дыхательные пути. Челюстной аппарат более совершенный с зубами.

Класс Птицы. Особенности черепа птиц связаны с приспособлением к полету, движению на двух конечностях и особому способу питания. Череп птиц отличается сильным срастанием костей, легкостью, смещением затылочного отверстия на дно черепа, видоизменением челюстей в клюв без зубов, образованием крупных глазниц, соединением с позвоночником одним мыщелком.

У *млекопитающих* череп наиболее прогрессивно развит. *Мозговой череп* крупнее висцерального. Затылочная кость одна с двумя мыщелками. Развито *костное небо*, разделяющее дыхательные пути от ротовой полости. В среднем ухе впервые образуются три слуховые косточки: *стремечко* (образовалось еще у амфибий из гиомандибулярия), *наковальня* (образуется из квадратной кости верхней челюсти), *молоточек* (образуется из сочленовной кости нижней челюсти). Верхняя челюсть срастается с черепом, нижняя подвижная и состоит из одной *зубной кости*. Зубы дифференцированы на резцы, клыки и коренные и расположены в альвеолах.

Таким образом, эволюция скелета позвоночных развивалась прогрессивно: хорда заменилась на костно-хрящевой позвоночник, череп совершенствовался в

связи с прогрессивным развитием мозга, органов чувств, изменений в способах питания и дыхания.

ЭВОЛЮЦИЯ ПИЩЕВАРИТЕЛЬНОЙ СИСТЕМЫ

Основными функциями пищеварительной системы являются -транспорт пищи, физическая и химическая обработка, всасывание питательных продуктов. Происхождение пищеварительной системы энтодермальное и эктодермальное.

У *губок* – примитивных многоклеточных *кишечника* нет, переваривание пищи внутриклеточное.

У *кишечнополостных* в энтодерме имеются специализированные эпителиально-мускульные, пищеварительные и железистые клетки. *Эпителиально-мышечные клетки* имеют жгутики и могут образовывать псевдоподии для захватывания пищевых частиц, которые в дальнейшем перевариваются в их цитоплазме. У *кишечнополостных* впервые возникает *кишечная полость*, с ее появлением пищеварение становится *внутриполостным*, пища перерабатывается под действием пищеварительных ферментов, выделяемых железистыми клетками. У *гидроидных кишечнополостных* имеются две фазы переваривания пищи. Первоначально крупный пищевой комок подвергается внутриполостному пищеварению, затем происходит внутриклеточное пищеварение в эпителиально-мускульных пищеварительных клетках. В дальнейшем в процессе эволюции у животных формируется настоящий кишечник, а затем происходит его усложнение.

У *плоских червей* пищеварительная система состоит из двух отделов – переднего (эктодермального) и среднего (энтодермального). Кишечник слепо замкнут, часто разветвленный. Задней кишки и анального отверстия нет. Схема пищеварительной системы плоских червей: *рот---глотка---пищевод---слепо заканчивающийся кишечник*. У некоторых паразитических червей (ленточных червей) кишечник редуцирован (рис.10).

У всех более высокоорганизованных животных, начиная с круглых червей, кишечник состоит из трех отделов: переднего, среднего и заднего.

Преобразование кишечника шло по-разному в разных систематических группах в зависимости от пищевой специализации.



Рис. 10. Пищеварительная система плоских червей

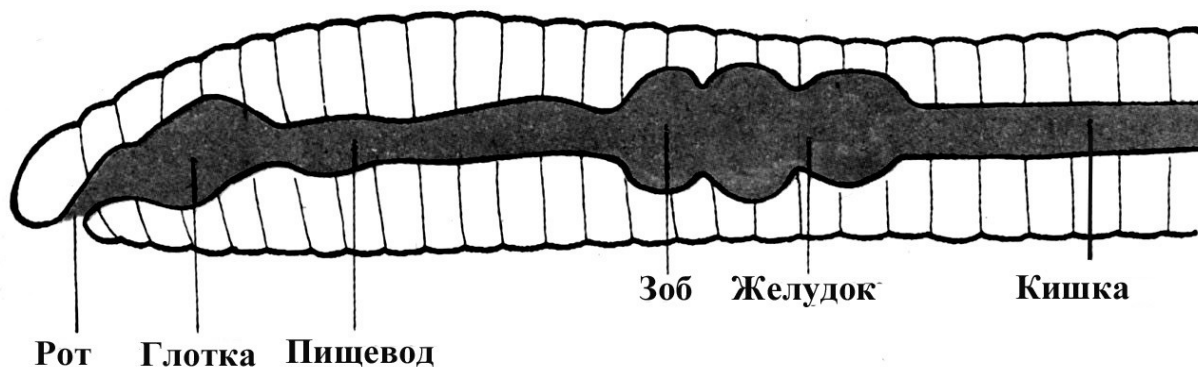


Рис. 11. Пищеварительная система дождевого червя

У **круглых червей** пищеварительная система сквозная и имеет три отдела. Передний отдел состоит из ротовой полости, глотки, пищевода. Ротовое отверстие расположено на брюшной стороне. Средняя и задняя кишка не дифференцированы на отделы. Заканчивается кишечник *анальным отверстием*. *Пищеварение полостное*.

У **кольчатых червей** пищеварительная система также сквозная и состоит из трех отделов. Передний отдел представлен *ртом--- мускулистой глоткой--- пищеводом---желудком*. Далее расположены *средняя кишка ---задняя кишка---* *анальное отверстие*. Передний и задний отделы – эктодермальные, средний отдел пищеварительной системы – энтодермального происхождения. У некоторых видов имеются слюнные железы, хитиновые челюсти (рис. 11).

У *пиявок* пищеварительная система приспособлена к кровососанию. У некоторых видов имеются челюсти для прокусывания кожи. В секрете слюны содержится гирудин, который препятствует сворачиванию крови. Желудок имеет большой объем за счет образования боковых карманов.

Моллюски более высокоорганизованные беспозвоночные. Пищеварительная система состоит из трех отделов, как и у кольчатых червей. Пищеварительная система начинается *ртом*, где имеется язык с хитиновыми зубами (*терка*)---*глотка*---*пищевод*---*желудок*---*кишечник*---*анус*. Имеются слюнные железы, появляется пищеварительная железа «печень» (рис.12).

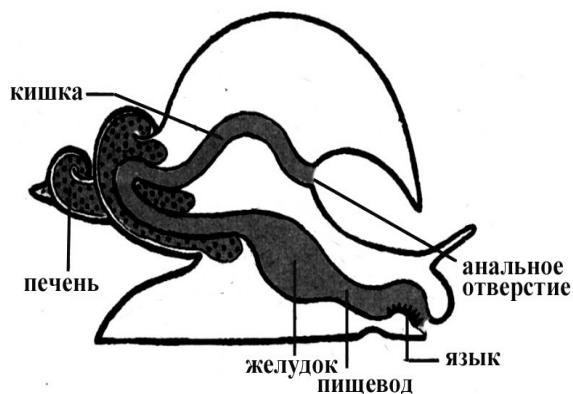


Рис.12. Пищеварительная система виноградной улитки

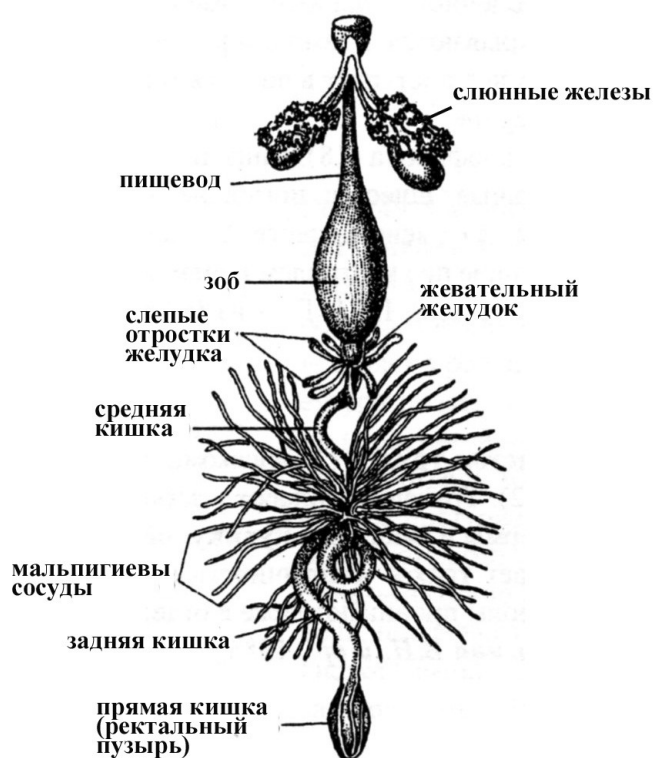


Рис. 13.Пищеварительная черного таракана

Для **членистоногих** характерна дифференциация отделов в зависимости от типа питания, способа захвата и вида пищи. Из всех отделов наиболее развит передний (эктодермальный) отдел кишечника.

Схема строения пищеварительной системы:

передний отдел (рот→глотка→пищевод→зоб→желудок), средний (кишка, печень), задний (кишка, анус).

Особенностью пищеварительной системы **ракообразных** является: *грызущий ротовой аппарат, желудок жевательный и цедильный, имеется печень.* Особенностью пищеварительной системы **науков** является: *сосущий ротовой аппарат, сосательный желудок, предварительное внеорганизменное переваривание пищи.* Для **насекомых** характерны: *разнообразие ротового аппарата в зависимости от типа питания (грызущий, сосущий, лижущий и т.п.), жевательный желудок, развитые слюнных желез, отсутствие печени* (рис. 13).

Тип Хордовые. Эволюция пищеварительной системы хордовых происходила в следующих основных направлениях: 1) дифференциации кишечной трубки; 2) появления приспособлений к удлинению и увеличению всасывательной поверхности; 3) развития пищеварительных желез.

У хордовых животных пищеварительный канал почти полностью энтодермального происхождения, только ротовой и задний отделы произошли из эктодермы. Из всех отделов наиболее развит средний отдел. У позвоночных преобладает полостное пищеварение, в связи с чем, характерно образование множества пищеварительных желез (слюнных, печени, поджелудочной, железистых клеток в кишечнике).

Подтип Бесчерепные. Питание пассивное. Питаются взвешенными в воде мелкими животными и растительными организмами. Пищеварительная система слабо дифференцирована на отделы. *Ротовая полость* переходит в огромную глотку с жаберными щелями (около 100 пар). Вода через жаберные щели проникает в *околожаберную полость*, а затем через *атриопор* выводится наружу. Взвешенные пищевые частицы оседают в углубление на дно *глотки (эндостиль)*, затем по мерцательным полоскам поднимается в наджаберную борозду и далее в кишечник. *Кишечник* в виде прямой трубки с *печеночным выростом* и заканчивается анальным отверстием (рис. 14). По типу питания бесчерепные являются *фильтраторами* в связи с чем, жаберные щели выполняют не только функцию дыхания, но и фильтрации.

Подтип Позвоночные. Класс Круглоротые по типу питания паразиты или полупаразиты. Пищеварительная система начинается *предротовой*

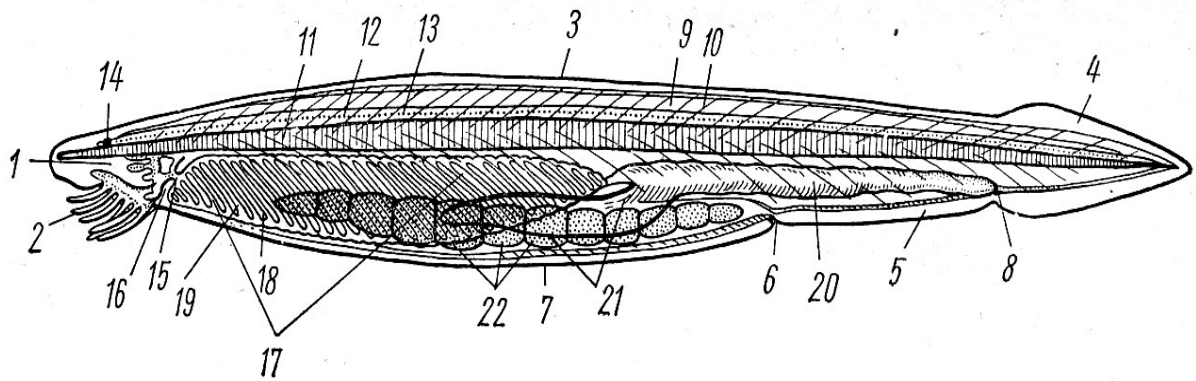


Рис. 14. Внешнее и внутреннее строение ланцетника

1 – предротовая воронка, 2 – щупальца, 3 – спинной плавник, 4 – хвостовой плавник, 5 – подхвостовой плавник, 6 – атриопор, 7 – метаплевральная складка, 8 – анальное отверстие, 9 – миомер, 10 – миосепта, 11 – хорда, 12 – нервная трубка, 13 – глазки Гессе, 14 – непарный «глазок», 15 – ротовое отверстие, 16 – парус, 17 – глотка, 18 – жаберная щель, 19 – межжаберная перегородка, 20 – кишка, 21 – печеночный вырост, 22 – половые железы

воронкой с роговыми зубчиками. Ротовое отверстие расположено на дне воронки, челюсти не развиты. Имеются *слюнные железы*, содержащие антикоагулянты и пищеварительные ферменты. *Глотка* разделена на два отдела: верхний, где проходит пища, и слепо заканчивающийся нижний, где расположены жаберные мешки. *Пищевод* короткий и открывается в кишечник. Желудка нет. *Кишечник* представляет собой прямую трубку со *спиральным клапаном*, увеличивающим всасывательную поверхность кишечника. Заканчивается кишечник *анальным отверстием*. Имеется *печень*, а *поджелудочная железа* зачаточная (рис. 15).

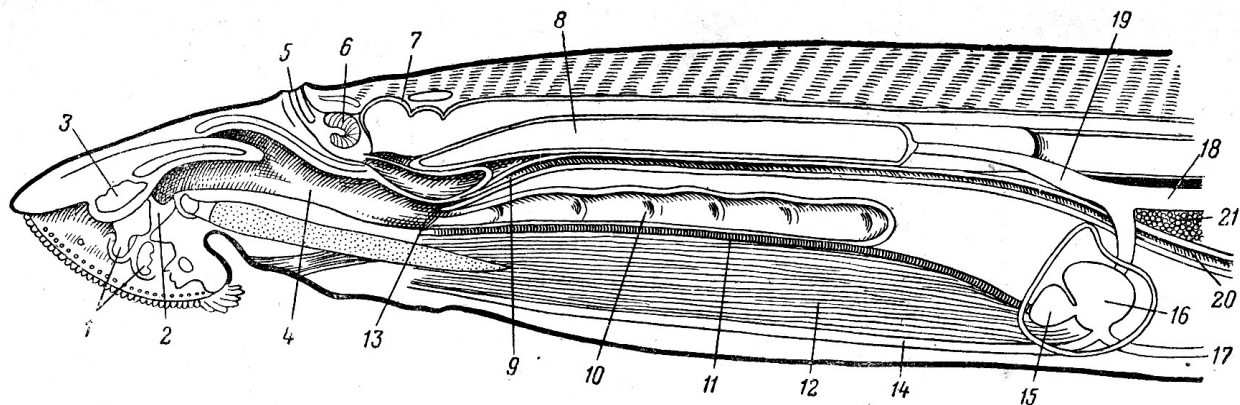


Рис. 15. Вскрытая минога (самка):

1 – роговые зубы внутри ротовой воронки, 2 – рот, 3 – спинная половина кольцевого околоротового хряща в разрезе, 4 – полость рта, 5 – носовое отверстие, 6 – носовая капсула под носовым мешком, 7 – головной мозг, 8 – хорда, 9 – пищевод, 10 – дыхательная трубка, 11 – брюшная аорта, 12 – мышца втягивающая язык, 13 – парус, 14 – нижняя яремная вена, 15 – желудочек сердца, 16 – предсердие, 17 – печеночная вена, 18 – задняя кардинальная вена, 19 – передняя кардинальная вена, 20 – кишка, 21 – яичник

Для круглоротых характерно первоначальное «внекишечное переваривание», за счет выделения пищеварительных соков в тело жертвы. Затем растворенные мягкие ткани жертвы всасываются, и их дальнейшее переваривание происходит в кишечнике

У рыб пищеварительная система устроена сложнее. Появляются подвижные челюсти, которые являются крупным ароморфозом позвоночных (челюстноротых).

У *хрящевых рыб* в ротовой полости имеются зубы, образованные плакоидной чешуей. Глотка с 5-7 жаберными щелями, приспособленными только для дыхания. Пищевод короткий. Имеется желудок, который слабо отделен от кишечника. Кишечник дифференцирован на отделы: короткий тонкий, в который впадают протоки пищеварительных желез (печени с желчным пузырем и поджелудочной железы), длинный и широкий толстый со

спиральным клапаном. Спиральный клапан выполняет такую же функцию, как и у круглоротых. Кишечник заканчивается *клоакой* (рис. 16).

У **костных рыб** пищеварительная система отличается от хрящевых. Произошло усложнение *глотки*, что связано с развитием жаберного аппарата. Из стенки *пищевода* образуется плавательный пузырь, а у кистеперых и двоякодышащих рыб от задней части глотки образуются легкие. *Желудок* бывает разной формы и размеров, у некоторых он слабо выражен. *Кишечник* морфологически менее дифференцирован, чем у хрящевых. Спиральный клапан сохраняется лишь у древних видов (двоякодышащих, осетровых). У некоторых видов имеются *пилорические отростки* (окунь, лосось, скумбрия), расположенные в начале кишечника и выполняющие такую же функцию, что и спиральный клапан. Длина кишечника рыб зависит от характера используемой пищи. Заканчивается кишечник *анальным отверстием* (рис. 16).

Класс земноводные. Пищеварительная система более дифференцирована. *Ротовая щель* ведет в большую *ротоглоточную полость*, куда открываются хоаны, слюнные железы (у рыб их не было), секрет которых не содержит пищеварительных ферментов, евстахиевы отверстия, гортанная щель. На дне расположен язык с собственной мускулатурой. *Глотка* без жаберных щелей. Пищевод короткий, слабо отграничен от желудка. Кишечник относительно длиннее, чем у рыб. Границы между *тонким* и *толстым кишечником* слабо выражены. Хорошо развиты *печень* и *поджелудочная железа*. Протоки поджелудочной железы впадают в желчный проток. *Прямая кишка* выражена более ясно и заканчивается *клоакой* (рис. 17).

У **рептилий** органы пищеварения устроены несколько сложнее, чем у амфибий, возникают новые образования. *Ротовая полость* более отграничена от *глотки*. У крокодилов и черепах носоглоточные ходы отделены от ротовой полости *вторичным костным небом*. Зубы характерны для большинства рептилий (у черепах роговые пластинки), у крокодилов зубы расположены в ячейках, а не прирастают к челюстям, как у других рептилий. Ротовые железы развиты сильнее. *Желудок* более крупный с сильной мускулатурой. *Тонкий*

кишечник длиннее. На границе между тонким и толстым кишечником

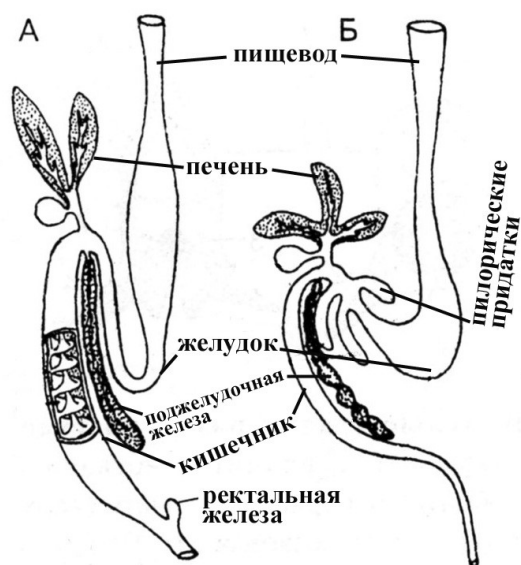


Рис. 16. Пищеварительная система:

А – хрящевых рыб;

Б – костных земноводных рыб

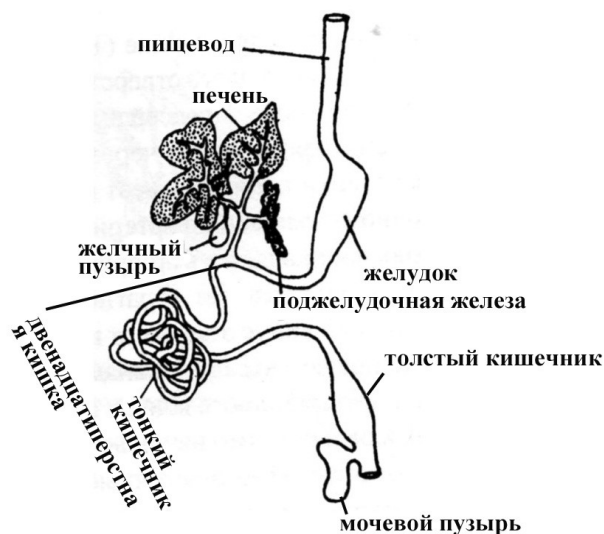


Рис. 17. Пищеварительная система

расположен зачаток слепой кишки. Протоки желчного пузыря и поджелудочной железы открываются в кишечник раздельно. Заканчивается кишечник клоакой (рис.18).

У *птиц* изменение пищеварительной системы связано с приспособлением к полету. Наиболее значительно изменился передний отдел: челюсти видоизменились в клюв, нет зубов, пищевод длинный, у большинства имеется зоб. Желудок делится на два отдела - тонкостенный железистый и толстостенный мускулистый. Кишечник относительно небольшой длины. Наиболее длинный тонкий отдел кишечника. Задний отдел кишечника короткий и не дифференцирован на толстый и прямой. На границе между тонким и толстым кишечником у большинства птиц имеются два небольших слепых отростка. Толстый кишечник открывается в клоаку, на спинной стороне которой у многих птиц имеется слепой вырост – фабрициева сумка (железа внутренней секреции) (рис. 19).

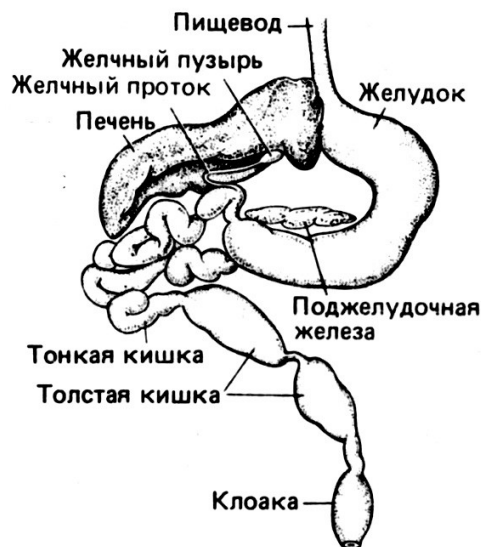


Рис. 18. Пищеварительная система ящерицы

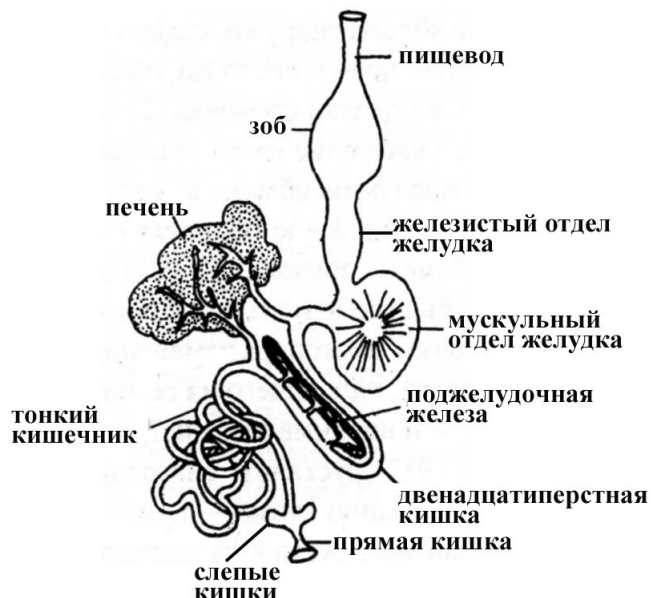


Рис. 19. Пищеварительная система голубя

У *млекопитающих* изменения в пищеварительной системе наиболее существенные. Органы пищеварения отличаются большой сложностью: удлиняется пищеварительный тракт, большая его дифференцировка и большее развитие пищеварительных желез. Пищеварительный тракт начинается *преддверием*, которое расположено между мясистыми губами (только у млекопитающих), щеками и челюстями. Во рту развито *твердое небо*, *слюнные железы содержат фермент* (переваривание начинается в ротовой полости). Зубы дифференцированы на *резцы, клыки, коренные* и расположены в *альвеолах*. Желудок еще более обособлен от других отделов и имеет большое количество желез. У большинства млекопитающих желудок разделен на отделы. Усложнение желудка связано со специализацией питания. У жвачных животных он состоит из четырех отделов: *рубца, сетки, книжки* и *сычуга*. Длина кишечника зависит от характера пищи. Он подразделяется на *тонкий, толстый* и *прямой* отделы. На границе тонкого и толстого кишечника расположена *слепая кишка*, выполняющая функцию «бродильного чана». Наиболее развита она у растительноядных. Длина толстого кишечника также варьирует. Прямая кишка заканчивается анальным отверстием (рис. 20).

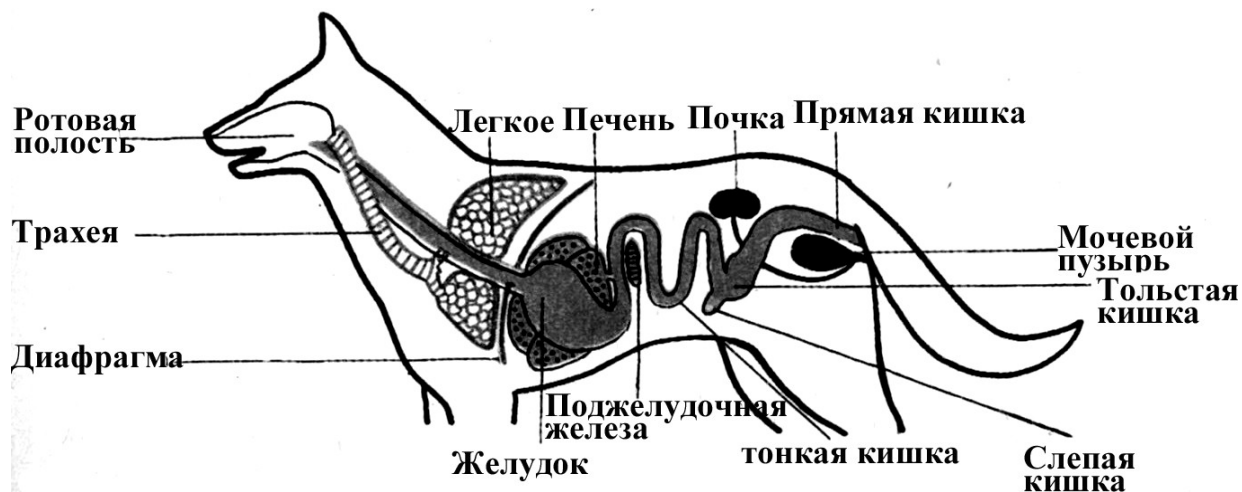


Рис. 20. Пищеварительная система собаки

Таким образом, в процессе эволюции происходит прогрессивное развитие пищеварительной системы хордовых от низших бесчелюстных к высшим позвоночным. Значительные изменения в строении пищеварительной системы происходят у рыб и еще более у наземных позвоночных, особенно у млекопитающих.

ЭВОЛЮЦИЯ ОРГАНОВ ДЫХАНИЯ

Основная функция дыхательной системы – газообмен с внешней средой. Многие преобразования органов дыхания в эволюции животных стали ароморфозами. У животных органы дыхания в разных типах развивались по принципу аналогичных органов.

У *губок, кишечнополостных* специальных органов дыхания нет. Газообмен происходит путем диффузии растворенного в воде кислорода и углекислого газа между отдельными клетками и внешней средой.

У червеобразных (*плоских, круглых и кольчатых*) с появлением кожных покровов газообмен стал происходить через покровы тела.

В процессе эволюции у животных сформировались два типа органов дыхания: водного дыхания - *жабры* и воздушного дыхания – *трахейная система, легкие*. Органы водного и воздушного дыхания развивались по-разному в разных типах и классах животных (из эктодермы или из энтодермы). Впервые специальные органы дыхания - *жабры* возникают у

многощетинковых кольчатых червей. Они представляют собой кожные придатки.

У разных классов **моллюсков** развиваются органы водного дыхания (жабры) и воздушного дыхания (легкие). У **двустворчатых моллюсков** органами дыхания являются *жабры*, у **брюхоногих моллюсков** - *легкие*. Органы дыхания моллюсков образованы мантией (рис. 21).

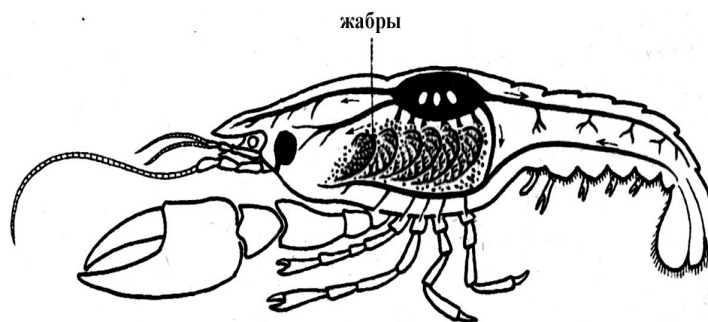
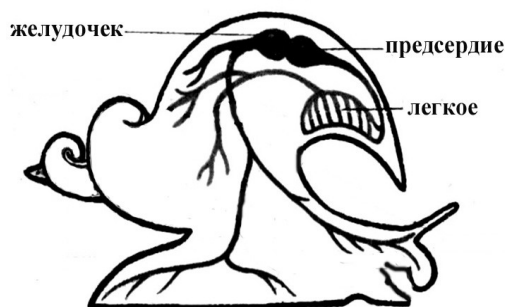


Рис. 21. Легкие брюхоногих моллюсков Рис. 22. Жабры речного рака

Тип Членистоногие. Органы дыхания в данном типе различаются по классам членистоногих.

У **класса ракообразных** имеются *жабры*, расположенные под хитиновым покровом по бокам головогруды. Жабры представляют собой придатки конечностей. Газообмен происходит в жабрах и клетках тела (рис. 22).

У **паукообразных** дыхательная система представлена *легкими* и *трахеями*. Для большинства паукообразных характерно трахейное дыхание (рис. 23). Трахеи представляют собой трубочки, которые проходят во все органы и имеют дыхательные отверстия – *стигмы* на брюшке или головогруды. Легочное дыхание характерно для скорпионов.



Рис. 23. Дыхательная система паука

Для *насекомых* характерны *трахеи*, которые ветвятся и оплетают органы. У высших насекомых трахеи заканчиваются дыхальцами по бокам сегментов тела. Газообмен происходит непосредственно через стенки трахей.

Тип Хордовые. У водных низших хордовых органы дыхания представлены жабрами (энтодермального происхождения) расположенными в глоточном отделе пищеварительной системы. У наземных хордовых жаберные щели закладываются в эмбриональном развитии, а затем исчезают. Органами дыхания являются легкие. Эволюция жаберного аппарата хордовых шла в направлении уменьшения числа жаберных щелей, а эволюция легких – в направлении обособления дыхательных путей и увеличения дыхательной поверхности легких.

У *головохордовых* органами дыхания являются *жаберные щели* (до 100 пар), открывающиеся в околожаберную полость. Вода через ротовое отверстие поступает в глотку, затем через жаберные щели в околожаберную полость, далее через атриопор выводится наружу. Растворенный в воде кислород путем диффузии поступает в жаберные артерии, расположенные на межжаберных перегородках, а из них в воду поступает углекислый газ. Имеется и кожное дыхание.

Жаберные щели в процессе эволюции дали начало специальным органам дыхания – жабрам. *Жабры* представляют собой складки слизистой оболочки, которые свешиваются в просвет жаберной щели, увеличивая общую поверхность газообмена.

У *круглоротых* жаберные лепестки расположены внутри жаберных мешков. Жаберные мешки у миног (7 пар) имеют наружные жаберные ходы, открывающиеся по бокам головы и внутренние жаберные ходы, ведущие в замкнутую нижнюю дыхательную часть глотки (рис. 24).

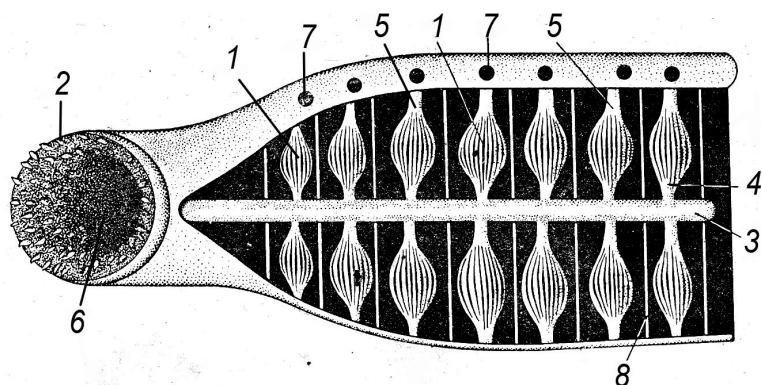


Рис. 24. Рот и дыхательные органы миноги:

1—жаберные мешки, 2—роговые зубы, 3—общий жаберный проход, 4—внутренний жаберный проход, 5—внешний жаберный проход, 6—рот, 7—наружные жаберные отверстия, 8—кожистые перегородки между отдельными жаберными мешками

У миксин количество внутренних ходов соответствует количеству жаберных мешков (15 пар), но наружный жаберный ход и отверстие только одно, что связано с особенностями их питания.

Механизм дыхания своеобразный: вода поступает в жаберные мешки через жаберные отверстия и выходит обратно тем же путем, когда круглоротые присасываются к жертве. Нагнетание воды в жаберные мешки происходит за счет мускулатуры околожаберной полости. В том случае, когда животные свободно плавают, вода поступает в жаберные мешки также через рот.

У *хрящевых рыб* имеются 5-7 жаберных дуг, отделенных друг от друга жаберными перегородками, на которых расположены жаберные лепестки. Жаберные лепестки, расположенные с двух сторон одной жаберной перегородки, составляют дыхательную единицу — *жабру*. Таким образом, у современных хрящевых рыб имеются 4 полные жабры и одна неполная (полужабра), или 9 полужабр.

Механизм дыхания: вода поступает к жабрам через рот и *брызгальца* (рудимент жаберной щели), омывает их и выходит наружу через жаберные отверстия. Обратному ходу воды из ротоглотки препятствуют клапаны в

брызгальцах и в ротовой полости. Газообмен осуществляется в капиллярах жаберных лепестков.

Дальнейшее улучшение работы жаберного насоса произошло у **костных рыб**. В отличие от хрящевых рыб межжаберные перегородки редуцированы и, поэтому жаберные лепестки расположены непосредственно на жаберных дугах. Всего у костных рыб имеется 4 *жабры*. По основанию жаберных дуг проходят жаберные артерии, в жаберных лепестках образуется сеть капилляров, где и происходит газообмен. У костных рыб, в отличие от хрящевых рыб, образуется костная *жаберная крышка*, которая защищает жаберный аппарат (рис.25).

Акт дыхания. Характерный для хрящевых рыб нагнетательный насос жаберных дуг и ротоглоточной полости сменился у костных рыб более мощным всасывающим насосом жаберных крышек и околожаберных полостей. Кроме того, у костных рыб роль дополнительных органов дыхания выполняет кожа, плавательный пузырь, а у некоторых участок кишечника не имеющий желез.



Рис. 25. Строение жабр костных рыб

У *двоякодышащих и древних кистеперых рыб* в дыхании принимали участие парные *легочные мешки*. Они образовались путем выпячивания на брюшную сторону задней стенки глотки (энтодермальное происхождение).

Смена органов дыхания произошла у позвоночных животных с выходом на сушу. У сухопутных позвоночных жабры и жаберные щели редуцировались, и возникли органы воздушного дыхания – легкие. Легкие наземных позвоночных образовались таким же образом, как и у кистеперых.

У *земноводных* органы дыхания разнообразны. У личинки лягушки вначале образуются жаберные щели, затем формируются наружные и внутренние жабры, позднее происходит их редукция и замена легкими.

Легкие земноводных представлены либо *гладкими тонкостенными легочными мешками* (тритон), либо *легочными мешками с ячеистыми внутренними стенками* (рис. 26). Приспособлением к воздушному дыханию является образование сквозных ноздрей - *хоан*. Дыхательные пути в связи с отсутствием шейного отдела очень короткие. Они представлены *носовой и ротоглоточными полостями*, а также *гортанью*. Легкие связаны с *гортанно-трахейной камерой*. Большую роль в газообмене у амфибий играют *кожные покровы*. У некоторых видов кожное дыхание составляет более 50%. Кожное дыхание имеет большое значение не только в связи с несовершенством легких, но и как приспособление, обеспечивающее окисление крови при длительном нахождении амфибий в воде, особенно в период спячки. Газообмен происходит также в слизистой *ротоглотки*.

Механизм дыхания своеобразный – нагнетательного типа, из-за отсутствия грудной клетки роль насоса выполняет ротоглоточная полость. Ее опускание позволяет засасывать воздух через ноздри в ротоглотку, а поднятие проталкивается воздух в легкие.

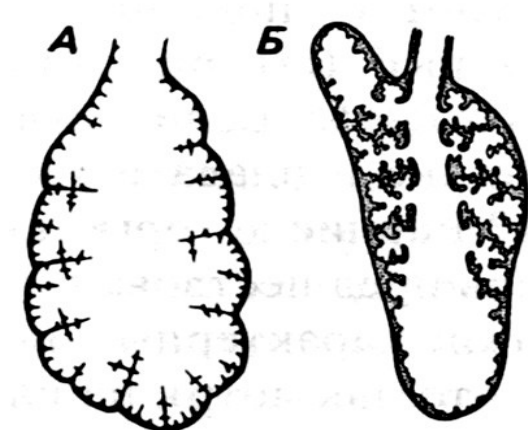


Рис. 26. Легочные мешки:
А - земноводных;
Б – пресмыкающихся.

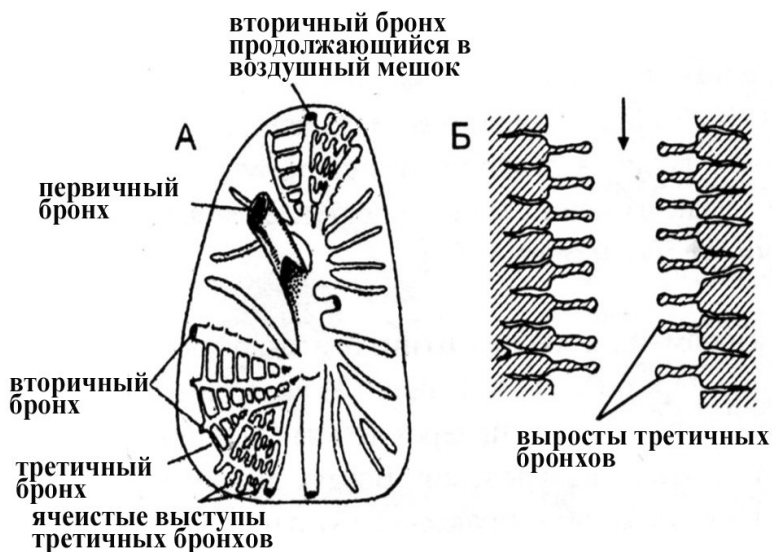


Рис. 27. Строение легких птиц

Легкие у наземных позвоночных развивались прогрессивно в связи активным освоением суши.

У *рептилий* только *легочное дыхание*. В связи с появлением рогового покрова кожное дыхание отсутствует. Строение легких усложняется: *мешковидная форма* сохраняется, но внутренняя поверхность значительно уменьшается. Стенки легких имеют *сложно-ячеистое строение* (рис. 26). У многих ящериц, хамелеонов задняя стенка легких имеет выросты – *легочные мешки*, в которых газообмена не происходит. Для пресмыкающихся характерна дифференциация дыхательных путей. Оформляется *гортань*, от которой отходит длинная *трахея* (обусловлена появлением шеи). Трахея делится на два *бронха*, идущих в легкие.

Механизм дыхания отличается от амфибий. Впервые у рептилий возникает *грудная клетка* и *межреберная мускулатура*. Воздух не заглатывается ртом, а втягивается в легкие и выталкивается обратно за счет изменения объема грудной клетки, вызванных движением ребер и межреберной мускулатуры. Такой тип дыхания называется *грудным* и обеспечивает более совершенный газообмен.

У птиц и млекопитающих потребность в кислороде наиболее высокая в связи с более активным образом жизни. Однако достижение эффективности дыхания в данных классах шло по-разному.

У *птиц* органы дыхания имеют более сложное строение, чем у пресмыкающихся. *Легкие* становятся полностью *губчатыми*, без внутренней полости. Воздухоносные пути хорошо развиты. Длинная *трахея* в месте разделения на *бронхи* имеет расширение - *нижнюю гортань*, характерную только для птиц. В ней расположены голосовые связки. Бронхи в легких ветвятся на *бронхиолы*, а часть выходит за пределы легких, образуя *воздушные мешки* (окисление крови в них не происходит) (рис. 27). Воздушные мешки располагаются между внутренними органами, проходят под кожу и заходят в пневматичные кости.

Для птиц характерно *двойное дыхание*. Одна порция воздуха проходит через дыхательные пути в одном направлении через задние мешки в легкие,

затем из них в передние мешки и потом наружу за два вдоха и два выдоха (в 4 этапа). Это обеспечивает непрерывное дыхание птиц.

Механизм дыхания у птиц нескольких типов. У сидящей птицы механизм дыхания *грудной* как у пресмыкающихся. При хождении и лазании действуют еще *брюшные воздушные мешки*. При полете, грудина из-за напряжения грудных и подключичных мышц фиксируется неподвижно и роль насоса выполняют только *воздушные мешки*.

У *млекопитающих* совершенствование дыхательной функции произошло за счет резкого увеличения площади газообмена *легких*. Кожное дыхание незначительное и составляет около 1%. Воздух через ноздри попадает в *гортань*, которая имеет более сложное строение и состоит из ряда хрящей - *надгортанника, перстневидного, щитовидного, черпаловидного*. Между черпаловидными хрящами расположены голосовые связки. Хорошо развиты *трахея и бронхи*. Бронхиальное дерево в легких усложняется, бронхиолы заканчиваются *альвеолами*, где и происходит газообмен (рис. 28). Легкие млекопитающих крупнее, чем у других позвоночных и вентилируются более эффективно, так как в *механизме дыхания* участвует не только мускулатура грудной клетки, но и *диафрагма*.

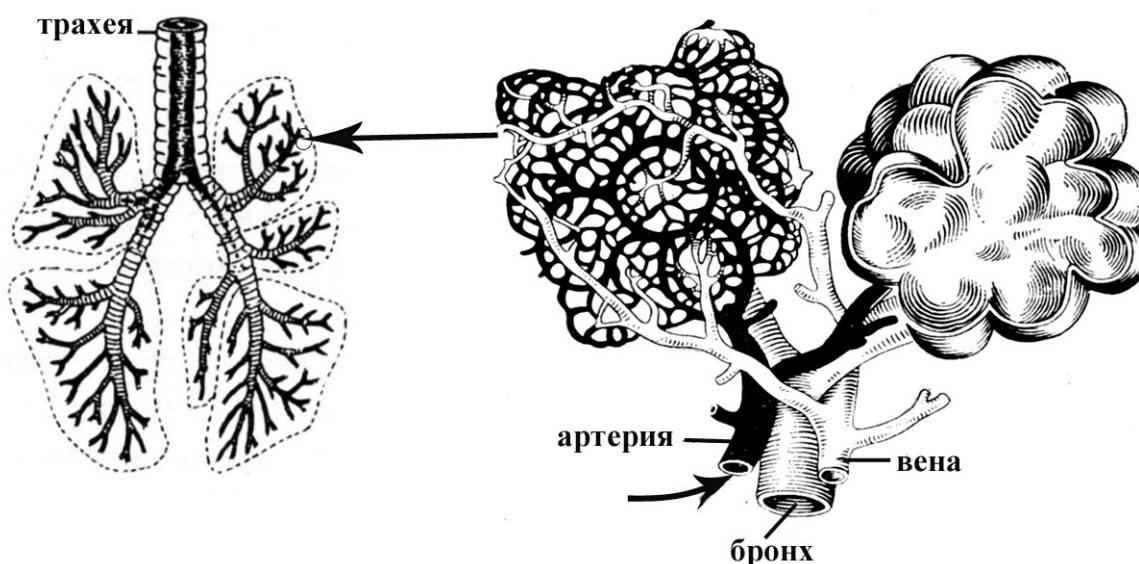


Рис. 28. Строение легких млекопитающих

Таким образом, в пределах типа хордовых происходит прогрессивная эволюция органов дыхания, как у водных, так и у наземных животных. Легкие

позвоночных прогрессивно развивались от амфибий до птиц и млекопитающих: усложнялось их строение, совершенствовалась функция газообмена и механизмов дыхания.

ЭВОЛЮЦИЯ СОСУДИСТОЙ СИСТЕМЫ

Основные функции сосудистой системы – доставка питательных веществ, кислорода и удаление продуктов распада, углекислоты. В разных типах это осуществляются по-разному.

У низших беспозвоночных – *губок, кишечнотолостных, плоских червей* доставка питательных веществ и кислорода от места их восприятия до частей тела происходит *тканевыми жидкостями*. У некоторых плоских червей имеется разветвленная кишечная полость, увеличивающая диффузную поверхность.

У многих беспозвоночных движение тканевой жидкости происходит в разных направлениях, но у некоторых появляются определенные пути, возникают примитивные сосуды. Дальнейшая эволюция сосудистой системы связана с развитием в стенках сосудов мышечной ткани, а также с превращением жидкости в кровь.

Кровеносная система животных двух типов: *замкнутая* и *незамкнутая* (если сосуды открываются в щелевидные пространства полости тела – лакуны, синусы).

Эволюция кровеносной системы животных развивалась в двух направлениях. Первое направление - переход от замкнутой кровеносной системы без сердца (у кольчатых червей) к незамкнутой кровеносной системе с сердцем (у моллюсков и членистоногих). Второе направление в эволюции кровеносной системы – переход от замкнутой кровеносной системы без сердца (кольчатых червей и низших хордовых) к замкнутой кровеносной системе с сердцем на брюшной стороне (у высших хордовых).

Впервые кровеносная система возникает у *кольчатых червей*. Она *замкнутого типа*, но у всех последующих беспозвоночных кровеносная

система незамкнутая. Главными кровеносными сосудами у кольчатых червей являются *брюшной и спинной*, которые связаны между собой *кольцевыми сосудами*. От главных сосудов отходят мелкие сосуды к стенкам тела. Движение крови происходит в определенном направлении – по спинной стороне кровь направляется вперед к головному концу, а по брюшной – назад за счет пульсации спинного и кольцевых сосудов (рис. 29).

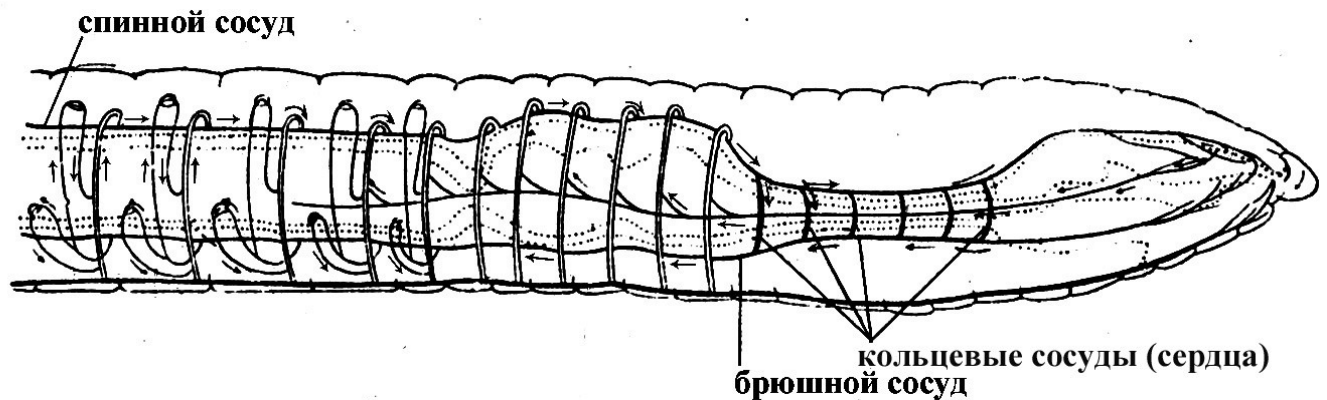


Рис. 29. Кровеносная система кольчатых червей

У *членистоногих* кровеносная система *незамкнутая*. Спинной сосуд образует своеобразные камеры с клапанами – *сердца*. При сокращении сердец кровь поступает в артерии, оттуда в полости между органами, затем в околосердечную полость и через парные отверстия попадает в сердце (рис. 30).

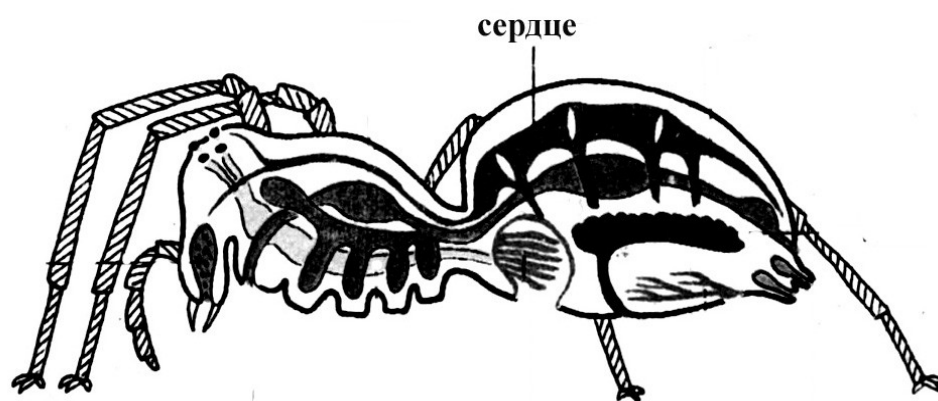


Рис. 30. Кровеносная система паука

У *моллюсков* кровеносная система *незамкнутая*, но имеются артериальные и венозные сосуды. Сердце состоит из двух предсердий и одного желудочка (рис. 31).



Рис. 31. Схема кровеносной системы брюхоногих моллюсков

У *хордовых* кровеносная система замкнутая. У *головохордовых* один круг кровообращения. Сердца нет, его функцию выполняет брюшная аорта. Кровь бесцветная, не содержит форменных элементов и пигментов. *Артериальная система*: основными сосудами являются брюшная аорты, жаберные артерии (около 100 пар), корни спинной аорты, сонные артерии, спинная аорта. *Венозная система* представлена передними и задними кардинальными венами, несущими кровь от передней и задней частей тела, а также подкишечной веной, несущей кровь от внутренних органов. Подкишечная вена в печеночном выросте образует воротную систему. Далее кровь по печеночной вене поступает в венозный синус, откуда начинается брюшная аорта (рис. 32).



Рис. 32. Схема кровеносной системы ланцетника (вид сбоку).

В дальнейшем у **позвоночных животных** усложнение кровеносной системы связано с появлением сердца. В процессе эволюции сердце позвоночных усложнялось от двухкамерного у рыб к трехкамерному у амфибий и рептилий и далее к четырехкамерному у птиц и млекопитающих.

У всех низших позвоночных только один круг кровообращения, у наземных позвоночных с появлением легких образуется два круга кровообращения – большой (туловищный) и малый (легочной). У птиц и млекопитающих произошло полное разделение артериального и венозного потоков крови.

У **круглоротых, хрящевых и костных рыб** сердце двухкамерное и состоит из *предсердия* и *желудочка* (впервые оно возникает у круглоротых). В сердце только *венозная кровь*. Круговорот крови сходен с ланцетником.

Отличия в кровеносной системе водных позвоночных в следующем. У **миног** имеются по 7 пар приносящих и выносящих жаберных артерий, один *корень спинной аорты*, образуется *воротная система печени* (рис.33).

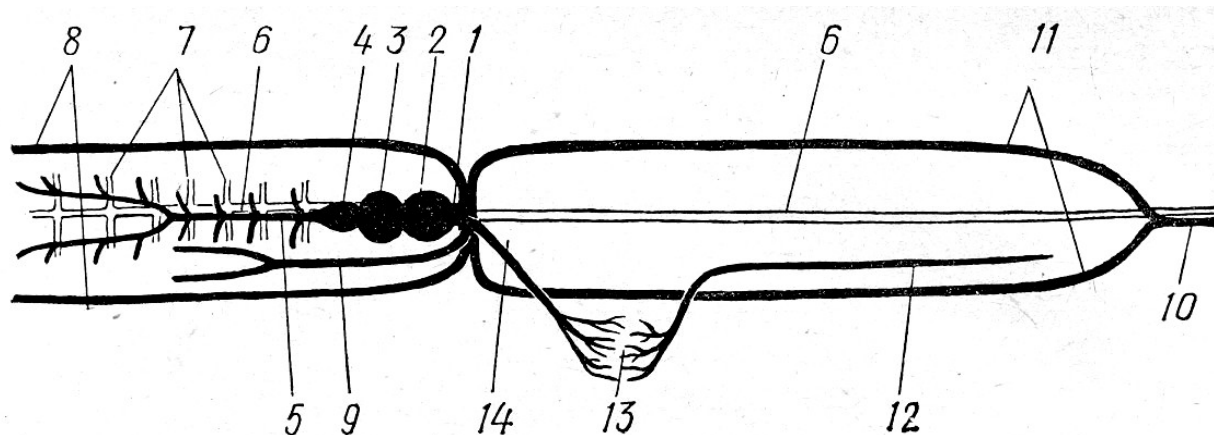


Рис. 33. Схема кровеносной системы речной миноги (вид с брюшной стороны):

1 – венозный синус, 2 – предсердие, 3 – желудочек, 4 – луковица аорты, 5 – брюшная аорта с отходящими от неё приносящими жаберными артериями, 6 – спинная аорта, 7 – впадающие в спинную аорту выносящие жаберные артерии, 8 – передняя кардинальная вена, 9 – нижняя яремная вена, 10 – хвостовая вена, 11 – задняя кардинальная вена, 12 – подкишечная вена, 13 – воротная система печени, 14 – печеночная вена

У *хрящевых рыб* образуется *артериальный конус* (образован поперечно-полосатыми мышцами) примыкающий к желудочку, сокращается число *приносящих и выносящих жаберных артерий* до 5, образуется *воротная система в почках* (рис. 34).

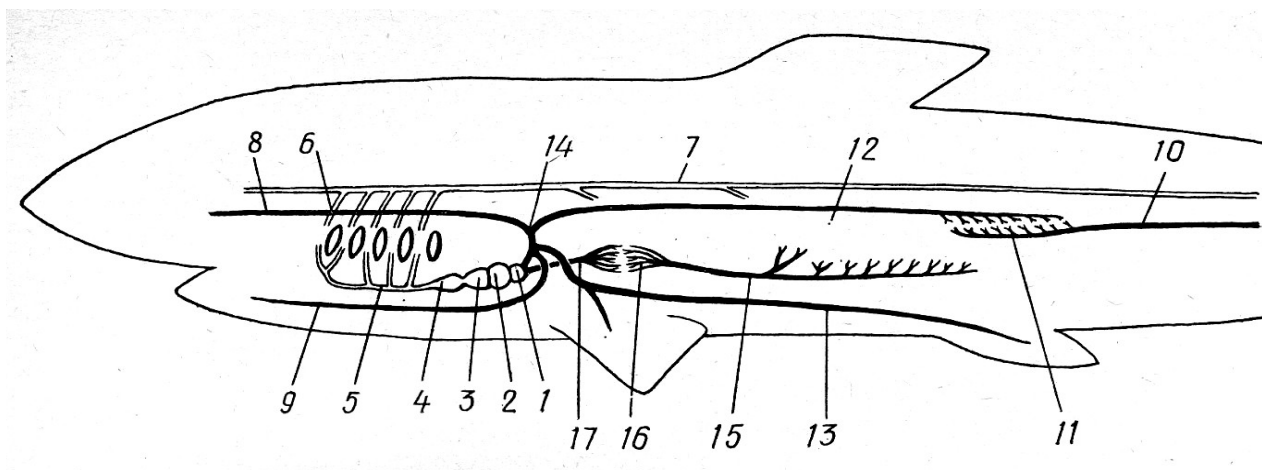


Рис. 34. Схема кровеносной системы акулы:

1 – венозная пазуха, 2 – предсердие, 3 – желудочек, 4 – артериальный конус, 5 – брюшная аорта, 6 – выносящие жаберные артерии, 7 – спинная аорта, 8 – передняя кардинальная вена, 9 – яремная вена, 10 – хвостовая вена, 11 – воротная система почек, 12 – задняя кардинальная вена, 13 – боковая вена, 14 – кювьеров проток, 15 – воротная вена печени, 16 – воротная система печени, 17 – печеночная вена

У *костных рыб* *луковица аорты* (образована гладкой мускулатурой) сменяет артериальный конус, число *приносящих и выносящих жаберных артерий* сократилось до 4, в голове корни спинной аорты сливаются и образуют *головной круг* (только у костных рыб), кардинальные вены образуют *воротную систему* только в левой почке (рис. 35).

Дальнейшее усложнение кровеносной системы происходит у наземных позвоночных, что связано с развитием легочного дыхания. Сердце стало получать не только венозную, но и артериальную кровь. Сердце становится трехкамерным, а затем четырехкамерным. Промежуточную ступень в развитии

кровеносной системы от низших позвоночных к высшим занимает кровеносная система земноводных и пресмыкающихся.

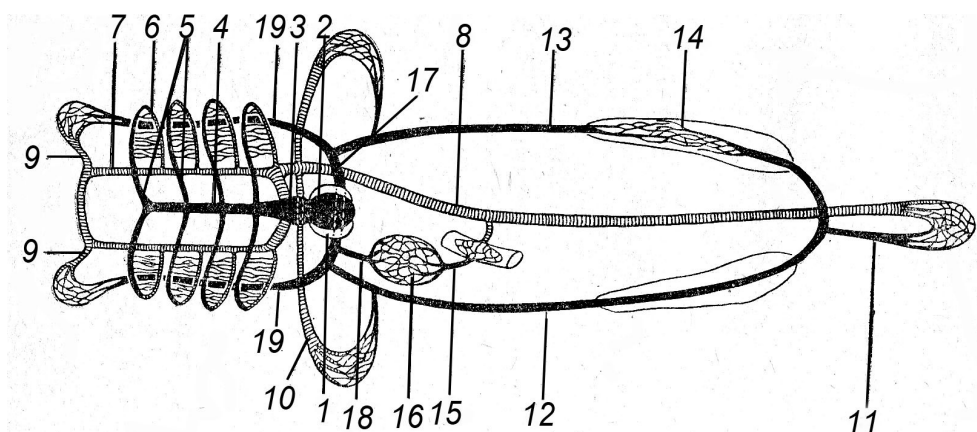
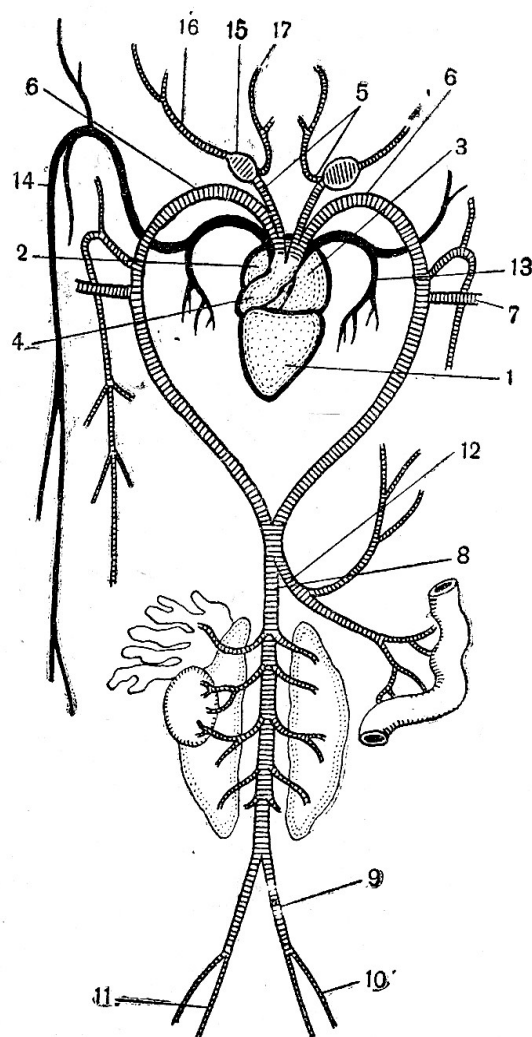


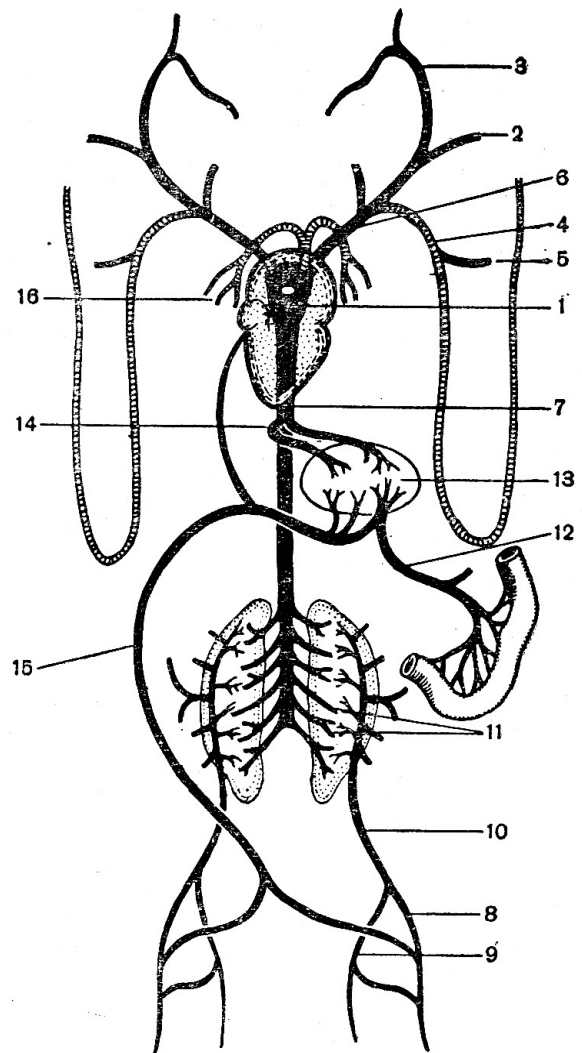
Рис. 35. Схема кровеносной системы костистой рыбы:

1 – предсердие, 2 – желудочек, 3 – луковица аорты, 4 – брюшная аорта, 5 – приносящие жаберные артерии, 6 – выносящие жаберные артерии, 7 – корни аорты, 8 – спинная аорта, 9 – сонные артерии, 10 – подключичные артерии, 11 – хвостовая вена, 12 – правая задняя кардинальная вена, 13 – левая задняя кардинальная вена, 14 – воротная система почек, 15 – подкишечная вена, 16 – воротная система печени, 17 – кювьеров проток, 18 – печеночная вена, 19 – передние кардинальные вены

Класс земноводные. У личинок кровеносная система устроена по принципу рыб. У них также двухкамерное сердце, один круг кровообращения. У взрослых амфибий *сердце трехкамерное* (два предсердия и один желудочек), *два круга кровообращения*, но они еще не полностью разобщены, в желудочке смешанная кровь. Кровообращение начинается от желудочка общим *артериальным стволом*, который при выходе из сердца разделяется на 3 пары артерий: *сонные* (несут более



А)



Б)

Рис. 36. Схема кровеносной системы лягушки:

А) артериальной системы:

1 – желудочек, 2 – правое предсердие, 3 – левое предсердие, 4 – артериальный конус, 5 – общая сонная артерия, 6 – системные дуги аорты, 7 – подключичная артерия, 8 – спинная аорта, 9 – подвздошная артерия, 10 – бедренная артерия, 11 – седалищная артерия, 12 – киечно-брыжеечная артерия, 13 – легочная артерия, 14 – кожные артерии, 15 – сонная «железа», 16 – наружная сонная артерия, 17 – внутренняя сонная артерия (в черный цвет окрашены артерии с венозной кровью, заштрихованы артерии с артериальной и смешанной кровью)

Б) венозной системы:

1 – венозный синус, 2 – наружная яремная вена, 3 – внутренняя яремная вена, 4 – большая кожная вена, 5 – подключичная вена, 6 – передняя полая вена, 7 – задняя полая вена, 8 – бедренная вена, 9 – седалищная вена, 10 – подвздошная вена, 11 – воротная система почек, 12 – подкишечная вена, 13 – воротная система печени, 14 – печеночные вены, 15 – брюшная вена, 16 – легочная вена (заштрихованы вены с артериальной кровью)

артериальную кровь к голове), *кожно-легочные* (несут более венозную кровь к легким и коже) и *системные дуги*. Системные дуги сливаются в *спинную аорту*,

которая несет смешанную кровь к органам. *Большой круг кровообращения* заканчивается в *правом предсердии* парными *передними полыми венами*, несущими кровь от головы и передних конечностей и *непарной задней полый веной*, несущей кровь от задней части тела. В венозной системе у амфибий сохраняется *воротная система почек*. Для земноводных характерно образование *брюшной вены*, начинающейся от бедренных вен, принимающей кровь от внутренних органов и впадающей в печень. *Малый круг кровообращения* заканчивается в левом предсердии *легочными венами* (рис. 36). У *пресмыкающихся* сердце *трехкамерное* (два предсердия и один желудочек, у крокодилов *четырёхкамерное*), в желудочке возникает неполная перегородка, поэтому кровь частично смешанная. От желудочка отходят три

самостоятельных сосуда: легочная аорта, правая дуга аорты и левая дуга аорты. воротная система почек (рис. 37).

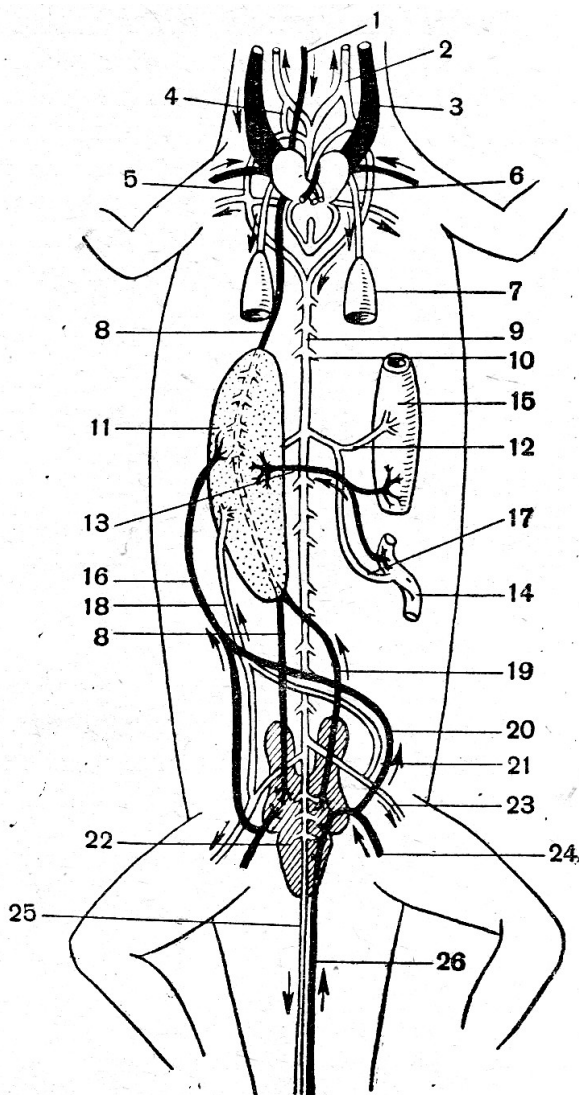


Рис 37. Схема кровеносной системы ящерицы:

1- головная вена, 2- сонная артерия, 3- яремная вена. 4-сонный проток, 5-правая дуга аорты, 6- легочная артерия, 7- легкое, 8- задняя полая вена, 9- спинная аорта, 10- межпозвоночная артерия, 11- печень, 12- кишечная артерия, 13- воротная вена печени, 14- тонкая кишка, 15- часть желудка, 16- брюшная вена, 17-кишечнобрыжеечная артерия, 18- наружная брыжеечная артерия, 19- почечная вена, 20- левая тазовая вена, 21- левая тазовая артерия, 22- почка, 23-артерия задней конечности, 24- вена задней конечности, 25-хвостовая артерия, 26- хвостовая вена (в черный цвет окрашены вены)

Легочная аорта отходит от правой части желудочка и несет венозную кровь, которая затем поступает в две *легочные артерии*, впадающие в легкие.

Правая дуга аорты отходит от левой части желудочка и несет артериальную кровь. От нее отходят *сонные артерии*, несущие кровь к голове, и *подключичные артерии*, несущие кровь к передним конечностям. От середины желудочка, где кровь смешанная, отходит *левая дуга аорты*. Левая и правая дуги аорты сходятся на спинной стороне тела, образуя *спинную аорту*, идущую вдоль позвоночника. В ней кровь смешанная, с преобладанием артериальной. Венозная система рептилий мало отличается от амфибий, в ней также сохраняется

У *птиц* и *млекопитающих* сердце четырехкамерное, а артериальный и венозный потоки крови полностью разделены по двум кругам кровообращения. Однако формирование кровеносной системы птиц и млекопитающих шло независимо.

У *птиц*, в отличие от пресмыкающихся, сохраняется только *правая дуга аорты*, которая отходит от левого желудочка. От нее отходят парные *безымянные артерии*, которые затем делятся на *сонные* и *подключичные артерии*. От правого желудочка отходит *общая легочная артерия*, которая затем делится на две легочные (рис. 38).

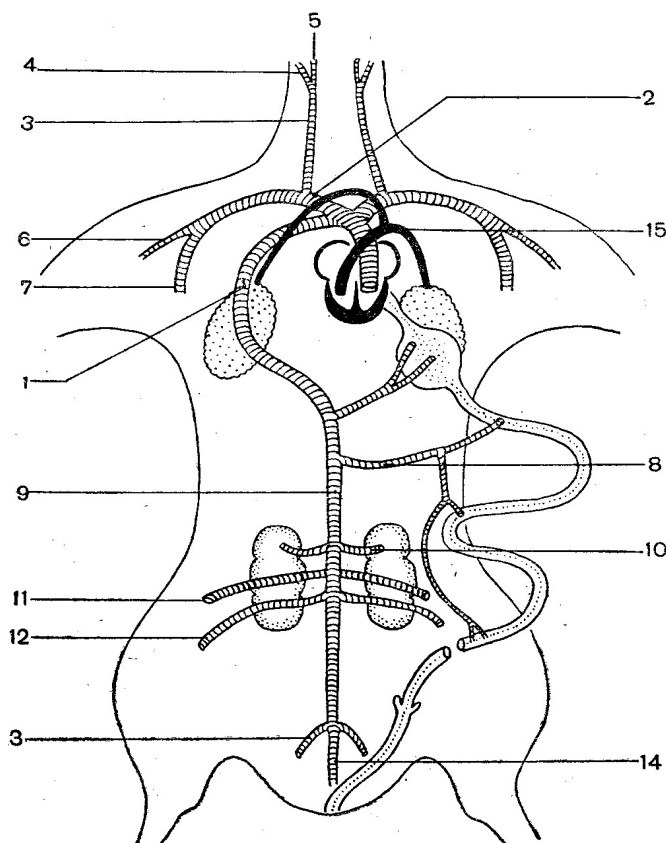


Рис. 38. Схема артериальной системы птиц

1- правая дуга аорты, 2-правая безымянная артерия, 3- правая общая сонная артерия, 4- наружная сонная артерия, 5-внутренняя сонная артерия, 6- подключичная артерия, 7- правая грудная артерия, 8- кишечная артерия, 9- спинная артерия, 10- левая почечная артерия, 11- правая бедренная артерия, 12- правая седалищная артерия, 13- правая подвздошная артерия, 14- хвостовая артерия, 15- легочная артерия (в черный цвет окрашены артерии с венозной кровью)

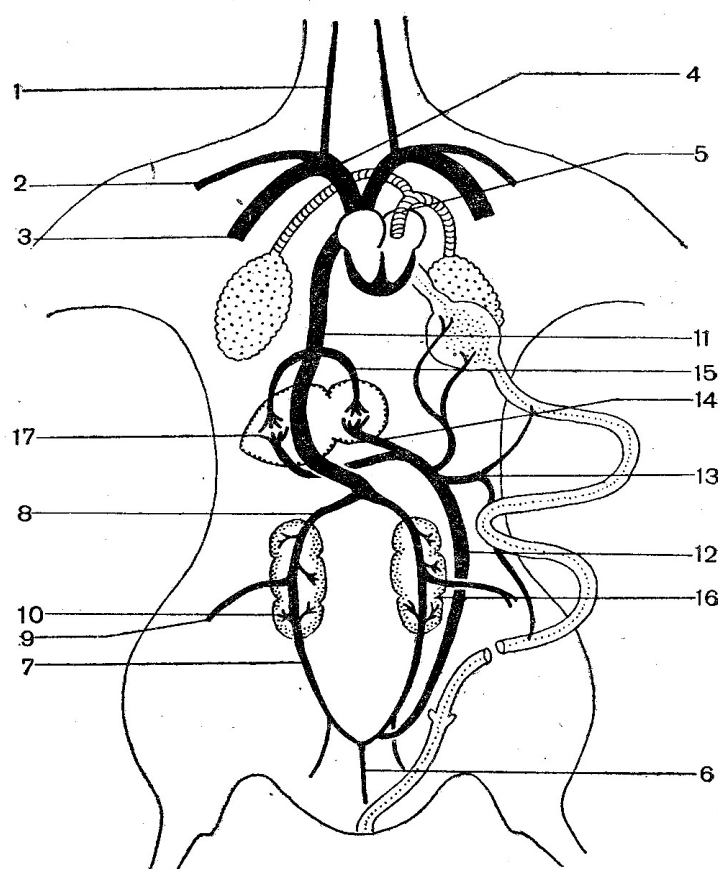


Рис. 39. Схема венозной системы птиц

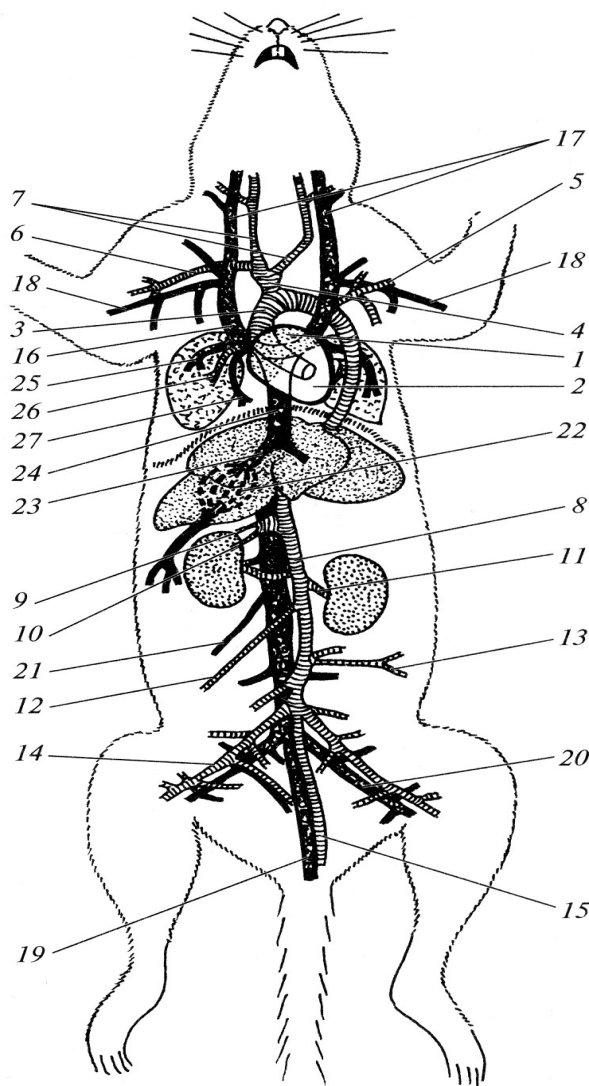
1- правая яремная вена, 2- правая подключичная (плечевая) вена, 3- правая грудная вена, 4- правая передняя полая вена, 5- легочная вена, 6- хвостовая вена, 7- правая воротная вена почек, 8- правая почечная вена, 9- правая бедренная вена, 10- правая подвздошная вена, 11- задняя полая вена, 12- копчиково-брыжеечная вена, 13- надкишечная вена, 14- воротная вена печени, 15- левая печеночная вена, 16- левая почка, 17- печень (заштрихованы вены с артериальной кровью).

Венозная система птиц сходна с рептилиями. Основное

отличие в том, что *брюшная вена* рептилий у птиц редуцирована, а ее функцию заменила *копчиково-брыжеечная вена*, образующая в области копчика и принимающая кровь от внутренних органов, частично редуцирована *воротная система почек*. В связи с разделением большого и малого кругов кровообращения все органы омываются артериальной кровью (рис. 39).

У *млекопитающих* сохраняется только *левая дуга аорты*, от которой отходят *безымянные артерии*, а от них отходят *сонные артерии*.

В венозной системе нет *воротной системы почек*, и кровь от конечностей идет сразу в заднюю полую вену. *Левая передняя полая вена* только у немногих видов впадает в сердце самостоятельно, чаще она сливается с *правой передней полой веной* и затем кровь изливается в правое предсердие. Характерно наличие остатков передних кардинальных вен – *непарных вен* (рис. 40).



Таким образом, кровеносная система позвоночных животных развивалась прогрессивно от рыб до птиц и млекопитающих.

Рис. 40. Кровеносная система крысы

1- предсердия; 2- желудочки; 3- левая дуга аорты; 4- безымянная артерия; 5- левая подключичная артерия; 6- правая подключичная артерия; 7- сонные артерии; 8- спинная аорта; 9- внутренностная артерия; 10- передняя брыжеечная артерия; 11- почечная артерия; 12- задняя брыжеечная артерия; 13- половая артерия; 14- подвздошная артерия; 15- хвостовая артерия; 16- передняя полая вена; 17- яремные вены; 18- подключичные вены; 19- хвостовая вена; 20- подвздошная вена; 21- брыжеечная вена; 22- воротная система печени; 23- печеночная вена; 24- задняя полая вена; 25- легочная артерия; 26- легочная вена; 27 – непарная вена. В черный цвет окрашены сосуды с венозной кровью.

ЭВОЛЮЦИЯ НЕРВНОЙ СИСТЕМЫ

Нервная система осуществляет восприятие раздражителей, проведение, обработку возникающего при этом возбуждения и формирование ответных приспособительных реакций.

Принято делить нервную систему на отделы - *центральный* и *периферический*. Центральная нервная система объединяет головной и спинной мозг, периферическая – все остальные звенья нервной системы.

У *простейших одноклеточных* связь с окружающей средой осуществляется при помощи жидкостей, т.е. – *гуморальная донервная форма регуляции*.

Переход от одноклеточной формы жизни к многоклеточной усложняет жизнедеятельность животного и приводит к возникновению необходимости

усовершенствования проведения возбуждения. Первые многоклеточные животные обладали донервной регуляцией, при которой раздражение передается гуморальным путем или с помощью контактов соседних клеток. В дальнейшем, появляется *нервная форма регуляции*, которая по мере развития нервной системы все больше подчиняет себе гуморальную, что приводит к образованию единой *нейрогуморальной регуляции* при ведущей роли нервной системы.

Рассмотрим основные этапы развития нервной системы животных.

1 этап – диффузная нервная система – наиболее древняя. Она представляет собой отдельные нервные клетки, разбросанные по всей поверхности тела. Клетки связаны между собой отростками, образуя нервную сеть. Диффузная нервная система имеется у *кишечнополостных* и *низших плоских червей*. Для животных с такой нервной системой возбуждение распространяется по нервной сети равномерно по всем направлениям, постепенно затухая. При таком типе нервной системы реакции неточные, диффузные. Дальнейшее совершенствование нервной регуляции связано с дифференциацией нервных элементов на рецепторные и опорно-трофические (глиальные).

2 этап – ганглиозная (узловая) нервная система. Произошло сосредоточение нервных клеток в определенных зонах. У организмов с билатеральной симметрией это происходит на переднем конце тела.

3 этап – трубчатая нервная система. Она характерна для хордовых животных. Такой тип организации нервной системы отличается от организации нервной системы беспозвоночных. Уже на ранних этапах эмбрионального развития нервная система хордовых не имеет узлового деления. Нервная система закладывается в виде сплошной нервной трубки, которая затем дифференцируется на головной и спинной мозг и является источником образования периферических нервных узлов. Нервная трубка всегда расположена на спинной стороне тела, а узловая нервная система беспозвоночных расположена на брюшной стороне тела. Нервная система

имеет эктодермальное происхождение. Рассмотрим эволюцию нервной системы по типам животных.

У **кишечнополостных**, как указывалось выше, простейший тип нервной системы – *диффузная*. Нервные клетки распределены по всему телу и связаны между собой отростками. У **медуз и полипов** уже появляются *скопления нервных клеток* в определенных местах тела (около рта, по краям зонтика медузы), воспринимающие внешние раздражения (рис. 41).



Рис. 41. Нервная система гидры

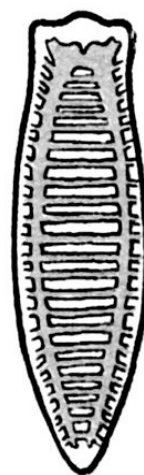


Рис. 42. Нервная система плоских червей

У **плоских червей** *решетчатая* нервная система (рис. 42). Она образовалась из диффузной за счет концентрации нервных клеток в *головной ганглий*. От головного ганглия отходят нескольких *продольных нервных тяжей*, соединенных *поперечными нервами*. Решетчатая нервная система расположена не поверхностно, как диффузная, а глубже, под покровами.

У **круглых червей** *решетчатая* система видоизменяется: надглоточный и подглоточный нервные узлы сливаются, образуя *окологлоточное нервное кольцо*, от которого отходят *продольные нервные тяжи*.

Дальнейшее преобразование решетчатой нервной системы происходило в двух направлениях: формирование разбросанно-узловой нервной системы у моллюсков и брюшной нервной цепочки у кольчатых червей и членистоногих.

У **кольчатых червей** образуется *брюшная нервная цепочка*. В каждом членике тела имеются самостоятельные *парные нервные узлы*. Нервные узлы

соединяются между собой как *продольными*, так и *поперечными тяжами*. В результате формируется нервная система, *напоминающая лестницу*. Часто обе цепочки сближаются, соединяясь по средней линии тела в *непарную брюшную нервную цепочку* (рис. 43).

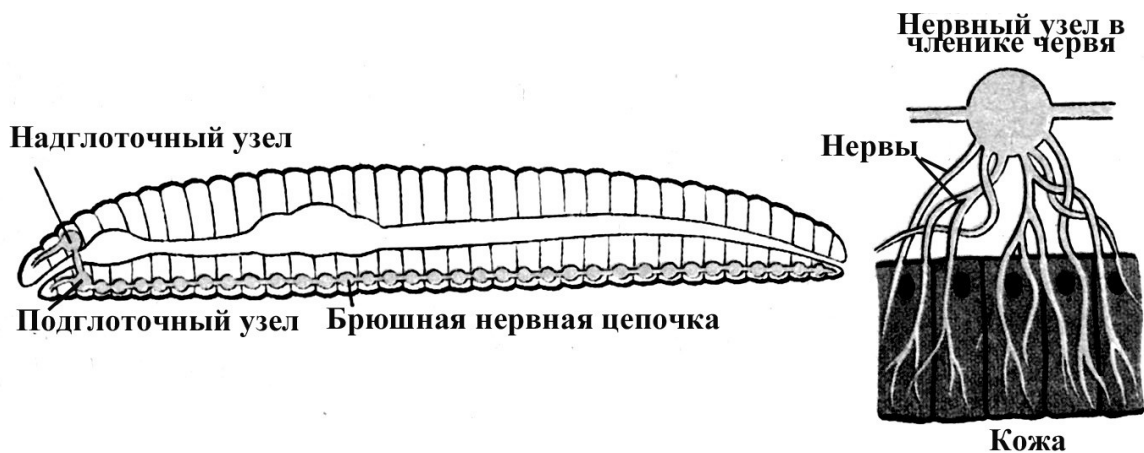


Рис. 43. Нервная система кольчатых червей

У *членистоногих* с развитием органов чувств, конечностей и уменьшением числа сегментов тела происходит усиление концентрации нервных клеток. У *насекомых* надглоточный узел разрастается, где происходит обособление отдельных нервных центров (*головной мозг*). Количество узлов нервной цепочки уменьшается, а их размеры увеличиваются за счет слияния части ганглиев, образуется *непарная брюшная нервная цепочка* (рис. 44).

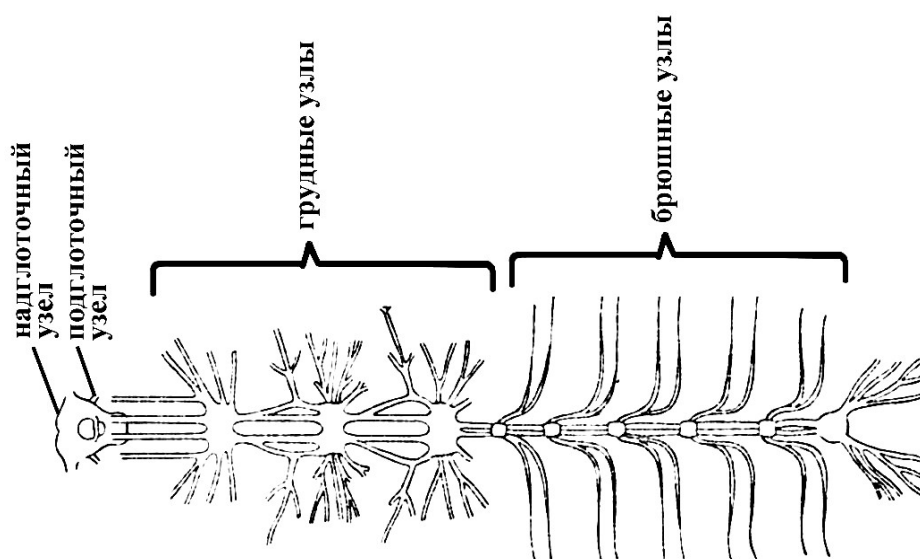


Рис. 44. Нервная система беззубки

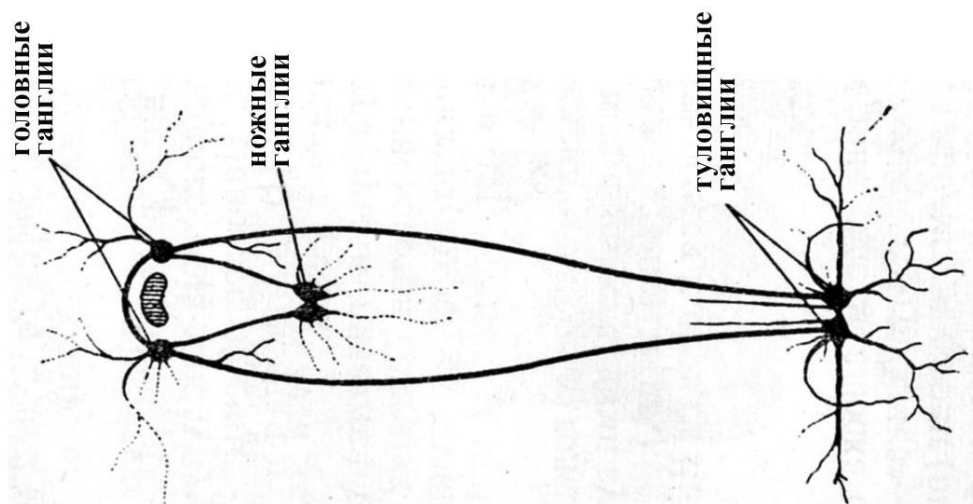


Рис. 45. Нервная система черного таракана

Тип Моллюски. У *низших моллюсков* нервная система близка к лестничной системе плоских червей. У большинства *моллюсков* нервная система *разбросанно-узловой типа*. Такая нервная система более примитивна и состоит из нескольких нервных узлов, расположенных в разных частях тела, соединенных тяжами (рис. 45). Наивысшего развития нервная система достигла у *головоногих моллюсков*: все ганглии сконцентрировались вокруг глотки, образуя *головной мозг*.

У *хордовых животных* нервная система в виде *нервной трубки*. В эмбриогенезе нервная система формируется из эктодермы, которая впячивается и замыкается в трубку с полостью внутри – *невроцелем*.

У низших хордовых (*ланцетника*) центральная нервная система в виде трубки. Передний конец ее расширен – это зачаток головного мозга позвоночных. Большая часть клеток нервной трубки ланцетника выполняет опорные или рецепторные функции. Вдоль всей нервной трубки расположены светочувствительные клетки - *глазки Гессе*.

У *позвоночных* животных из передней части нервной трубки образуется мозг. Головной мозг всех современных позвоночных животных в эмбриогенезе закладывается вначале из трех первичных мозговых пузырей. *Передний*

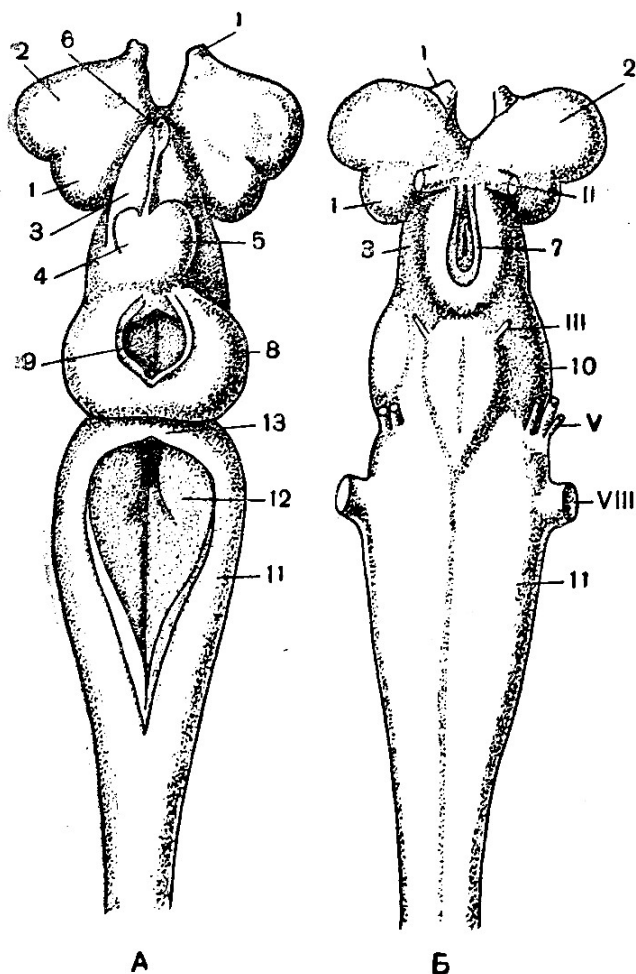
мозговой пузырь делится на два отдела, из которых образуются *передний и промежуточный мозг*. Из *среднего мозгового пузыря* формируется *средний мозг*. Из *заднего мозгового пузыря* развиваются *мозжечок и продолговатый мозг*, переходящий в спинной.

Головной мозг современных взрослых позвоночных всегда состоит из пяти отделов: *переднего, промежуточного, среднего, мозжечка и продолговатого*. Однако у разных классов степень развития этих отделов мозга неодинакова. Внутри головного и спинного мозга расположена полость, соответствующая неврочелю. В спинном мозге это *спинномозговой канал*, а в головном — *желудочки мозга*.

У *круглоротых* головной мозг еще не достаточно сформирован. Размеры мозга относительно малы. Все пять отделов головного мозга расположены друг за другом в одной горизонтальной плоскости. Крыша мозга не имеет нервного вещества (рис. 46).

**Рис. 14. Головной мозг
миноги сверху (А) и снизу (Б):**

1—большие полушария переднего мозга, 2 — обонятельные доли,
3 — промежуточный мозг, 4, 5 — левый и правый ганглионарные ганглии,
6 — теменной орган, 7 — мозговая воронка, 8 — зрительные доли среднего мозга,
9 — отверстие в крыше среднего мозга,
10 — дно среднего мозга,
11 — продолговатый мозг,
12 — ромбовидная ямка,
13 — зачаточный мозжечок (римскими цифрами обозначены головные нервы).



У *хрящевых рыб* головной мозг значительно увеличивается в размерах. Хорошо развиты все отделы, особенно передний и мозжечок. В *переднем отделе мозга* образуется борозда, которая намечает его деление на две половины. Хорошо развиты *обонятельные доли* переднего мозга. Нервное вещество имеется на дне, боках и крыше переднего мозга. Поверхность *мозжечка* образует извилины. *Промежуточный мозг* относительно мал. Средний мозг хорошо развит, в нем хорошо выражены зрительные доли. *Продолговатый мозг* переходит в спинной. От головного мозга акул отходит 10 пар головных нервов (рис.47).

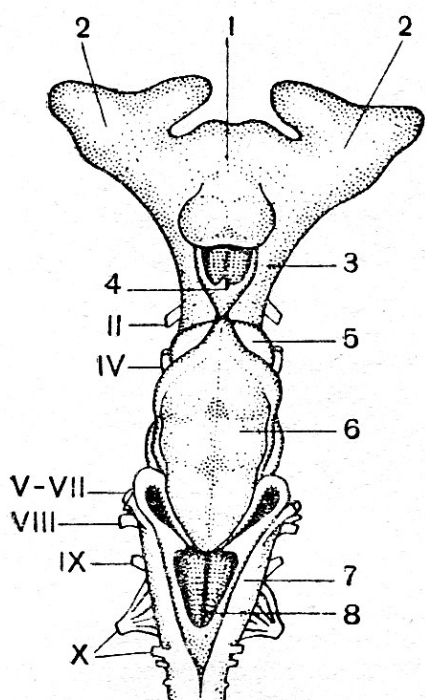


Рис. 47. Головной мозг акулы сверху:

- 1 – передний мозг,
- 2 – обонятельные доли,
- 3 – промежуточный мозг,
- 4 – эпифиз,
- 5 – средний мозг,
- 6 – мозжечок,
- 7 – продолговатый мозг,
- 8 – ромбовидная ямка.

Костистые рыбы. Головной мозг по ряду признаков имеет более примитивное строение, чем у хрящевых. Размеры мозга относительно меньше, особенно мал *передний мозг*, а на его крыше нет серого вещества. Наиболее развиты *средний мозг* и его *зрительные доли* (высший зрительный центр) и *мозжечок* (регулирует координацию движения). В области среднего мозга образуется изгиб, характерный для всех вышеорганизованных позвоночных (рис. 48). Имеется 10 пар черепно-мозговых нервов.

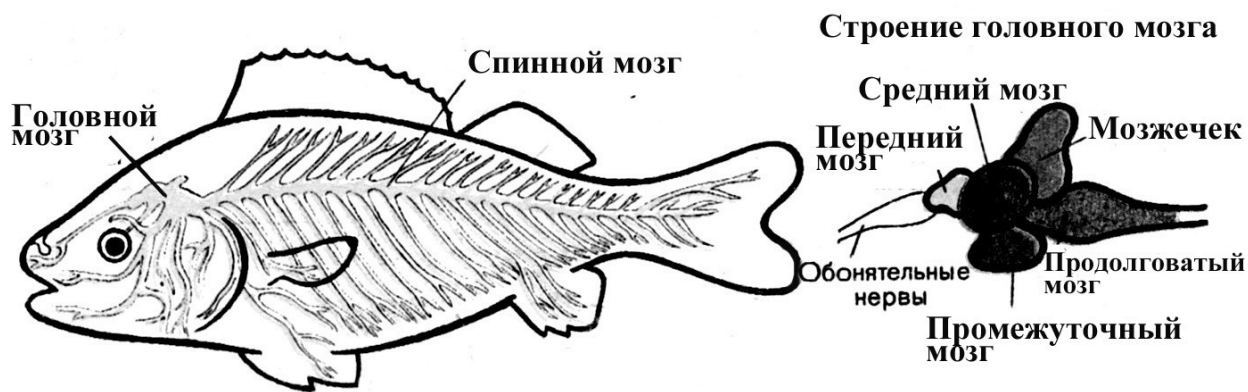


Рис. 48. Нервная система костных рыб

У *земноводных* по сравнению с рыбами головной мозг имеет ряд прогрессивных черт. *Передний мозг* имеет большие размеры и разделен на полушария, нервное вещество выстилает крышу, т. е. у амфибий имеется первичный мозговой свод – *архипаллиум*. Больших размеров достигает *средний мозг*. *Мозжечок* слабо развит в связи с примитивными движениями. От головного мозга, как и у рыб, отходят 10 пар черепно-мозговых нервов (рис.49).

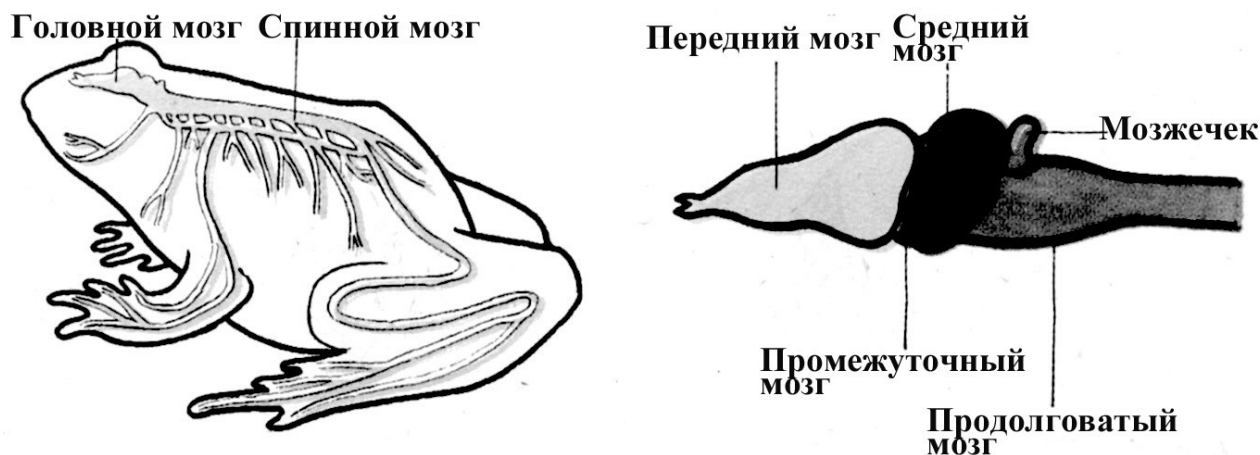


Рис. 49. Нервная система лягушки

Пресмыкающиеся. Головной мозг рептилий более высокоорганизован, чем у амфибий. *Передний мозг* является наиболее крупным по сравнению с другими отделами, с хорошо развитыми полушариями. Поверхностный слой полушарий имеет зачаток *неопалиума* (новой коры, или *вторичного нервного свода*). Размеры *среднего мозга* относительно сокращаются. *Мозжечок* сильно развит благодаря сложности и многообразию движений пресмыкающихся.

Продолговатый мозг образует изгиб в вертикальной плоскости, характерный для всех амниот. От головного мозга отходят 12 пар черепно-мозговых нервов (рис. 50).

Класс птицы. Центральная нервная система птиц более сложная, чем у рептилий, что связано с более высоким общим уровнем организации, с более сложными взаимоотношениями птиц с условиями среды. Головной мозг отличается крупными размерами, особенно увеличиваются *полушария переднего мозга*. Однако, как и у рептилий, большая часть переднего мозга образована полосатыми телами. Крыша полушарий, в отличие от млекопитающих, развита относительно слабо и представлена тонким слоем нервных клеток. *Обонятельные доли* малы, что связано с недоразвитием органов обоняния. *Промежуточный мозг* развит слабо, сверху полностью прикрыт большими полушариями и мозжечком. *Средний мозг* велик, отличается значительными размерами зрительных долей, что связано с хорошо развитым зрением. Он частично прикрыт полушариями. *Мозжечок* очень большой, имеет складчатое строение, что связано со сложными, требующими координации движениями во время полета. Головных нервов 12 пар (рис. 51).

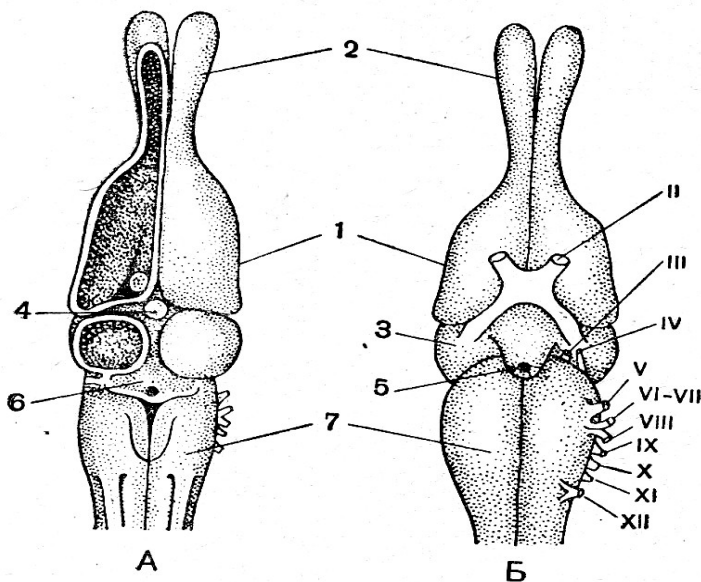


Рис 50. Головной мозг ящерицы сверху (А) и снизу (Б)

- 1-большие полушария переднего мозга,
- 2- обонятельные доли,
- 3- средний мозг,
- 4- эпифиз, 5- гипофиз,
- 6-мозжечок,

7- продолговатый мозг. Римскими цифрами обозначены головные нервы

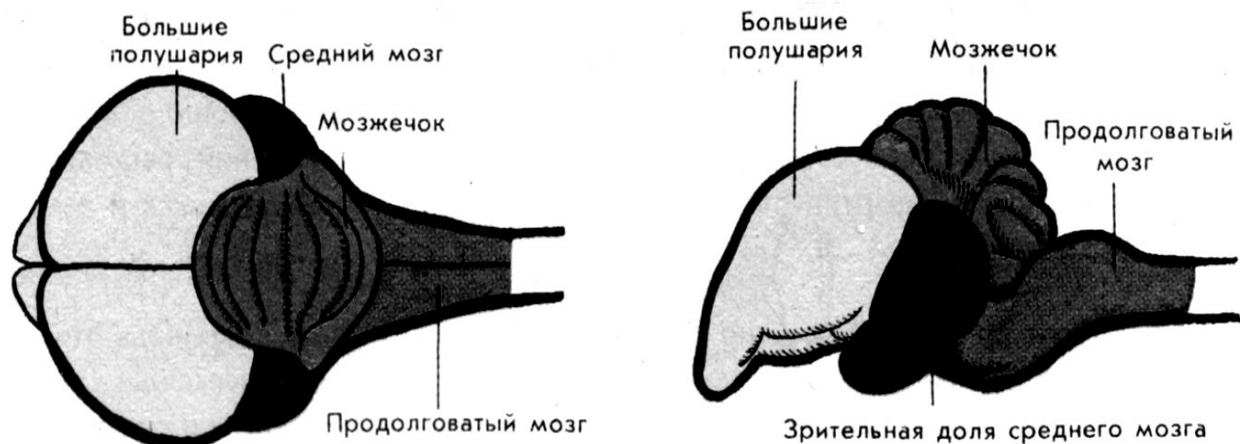


Рис. 51. Головной мозг голубя

У *млекопитающих* головной мозг достигает наивысшего развития. Он отличается относительно крупными размерами, за счет увеличения полушарий переднего мозга и мозжечка. *Полушария переднего мозга* имеют сложно устроенную новую кору – *неопалиум*. На поверхности коры имеются *борозды*, увеличивающие ее площадь. Кора полушарий связана комиссурой из белых нервных волокон – *мозолистым телом*. *Промежуточный мозг* прикрыт сверху полушариями. *Средний мозг* представлен четыреххолмием. Здесь расположены центры зрения и слуха. Очень хорошо развит складчатый *мозжечок* (рис. 52).

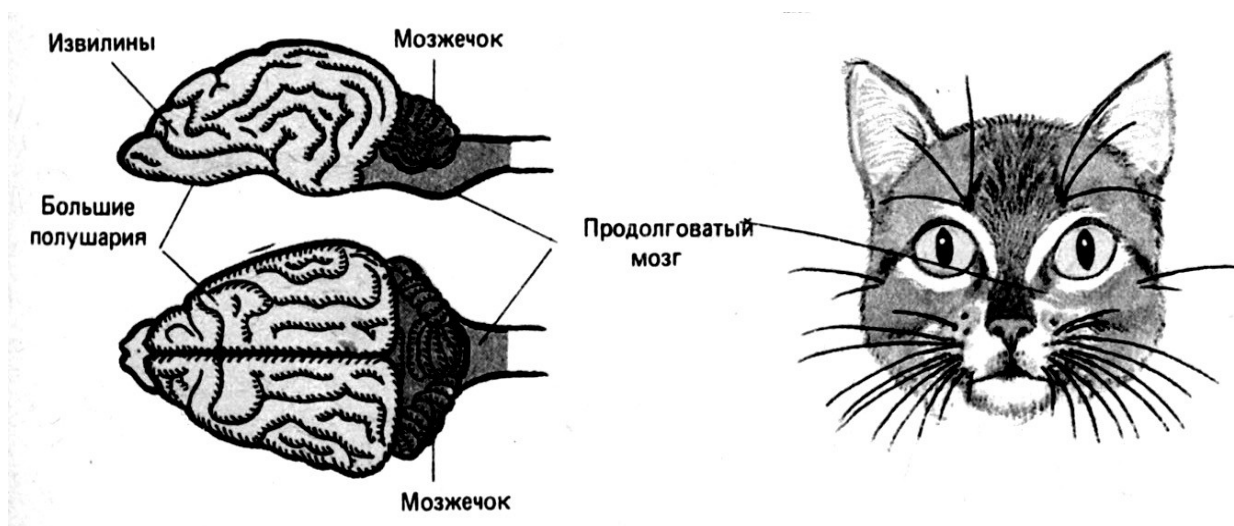


Рис. 52. Головной мозг млекопитающих

Таким образом, нервная система животных развивалась прогрессивно от диффузной системы к решетчатой у плоских и круглых червей и далее к

нервной трубке хордовых животных. От решетчатой системы ведут свое начало разбросанно-узловая система моллюсков и брюшная нервная цепочка кольчатых червей и членистоногих. Наибольшего развития нервная система достигла у головоногих моллюсков, насекомых и позвоночных.

ЭВОЛЮЦИЯ ОРГАНОВ ЧУВСТВ

Развитие органов чувств животных тесно связано с нервной системой. Впервые органы чувств появились у *кишечнополостных*. У *медуз* органы чувств представлены *глазными пятнами* или *пузыревидными глазами*, а также органами равновесия – *статоцистами*.

У свободноживущих *плоских червей* органы чувств представлены *глазками, статоцистами, обонятельными ямками и чувствующими клетками* в коже.

У *круглых червей* органы чувств развиты слабо, в связи с малоподвижным образом жизни. Имеются *осязательные клетки* в коже.

У *многощетинковых кольчатых червей* органами чувств являются *глаза, статоцисты, обонятельные ямки*.

У *членистоногих* органы чувств образованы из кожи и хитиновой кутикулы. *Органы осязания, вкуса, химического чувства* состоят из отдельных чувствующих клеток, расположенных на различных придатках (усиках, ногощупальцах) и участках тела. В *органах слуха* имеется тонкая хитиновая мембрана, а резонаторам служат трахеи. Глаза у членистоногих устроены по разному: у *ракообразных* – *сложные глаза* (фасеточное зрение), у *паукообразных* – *четыре пары простых глаз*, у *насекомых* имеются *простые и сложные глаза*.

У *моллюсков* органы чувств образуются в коже. *Глаза* у разных представителей расположены на голове, щупальцах, по краю мантии. Кроме того, имеются *статоцисты, органы химических чувств*. Наиболее высоко развиты органы чувств у головоногих моллюсков, особенно глаза. Глаза имеют

зрачок, радужину, хрусталик и схожи с глазами млекопитающих. Однако это лишь аналогичное сходство, так как глаза головоногих образуются из кожных покровов, а млекопитающих – из выпячиваний головного мозга.

У *головохордовых (ланцетника)* органы чувств примитивны. Они представлены *глазками Гессе, обонятельной ямкой, чувствующими клетками.*

У позвоночных животных органы чувств достигли большого прогресса. У *рыб* органы чувств приспособлены к обитанию в водной среде. Основными органами чувств являются *глаза, органы обоняния, боковая линия, орган слуха и равновесия – внутреннее ухо.* У *сухопутных позвоночных* прогрессивно развиваются *органы зрения, слуха, обоняния, осязания, вкуса* в связи с приспособлениями к жизни на суше.

Рассмотрим эволюцию отдельных органов чувств позвоночных животных.

Органы зрения. У *рыб* глаза имеют *плоскую роговицу и круглый хрусталик, нет век.* Для рыб характерна слабая способность к аккомодации (фокусированное изображение). У большинства *хрящевых рыб* в сетчатке нет колбочек, поэтому они, вероятно, не способны различать цвета. У *костистых рыб* зрение цветное. В сетчатке имеются палочки и колбочки. У всех рыб зрение слабее, чем у других позвоночных.

У наземных животных: *амфибий, рептилий и птиц* глаза с *выпуклой роговицей и линзовидным хрусталиком, защищены веками и мигательной перепонкой, имеется слезная железа, секрет которой омывает глазное яблоко.* Аккомодация зрения достигается так же, как у рыб за счет перемещения хрусталика. У многих наземных позвоночных развито цветное зрение. Наиболее острое зрение у птиц.

У *млекопитающих* глаза наиболее совершенны по строению и функциям. Глаза защищены не только веками и мигательной перепонкой, но и ресницами. Аккомодация зрения достигается за счет изменения кривизны хрусталика при помощи ресничного мускула. Зрение развито слабее, чем у птиц. Более острое зрение у ночных зверей и животных открытых ландшафтов.

Органы слуха развивались прогрессивно от рыб до млекопитающих. У *рыб* развито только *внутреннее ухо с перепончатым лабиринтом.* У наземных

позвоночных развилось среднее ухо со слуховыми косточками. У *амфибий, рептилий и птиц* в среднем ухе по одной косточке – *стрема*, которая гомологична верхнему отделу подъязычной дуги – гиомандибуляре. У *млекопитающих* усложнилось строение *внутреннего уха*, в *среднем ухе* увеличилось количество слуховых косточек до трех: *стрема*, *наковальня* (гомолог квадратной кости) и *молоточек* (гомолог сочленовной кости). Только у млекопитающих развивается *наружное ухо* – *ушная раковина*. **Органы обоняния.** У водных позвоночных *обонятельные капсулы* сообщаются только с внешней средой и имеют наружные ноздри. У наземных животных ноздри становятся сквозными.

У *круглоротых* орган обоняния непарный – непарная ноздря.

У *хрящевых рыб* ноздри парные. Обоняние хорошо развито, рыбы чувствуют запах крови или жертвы на большом расстоянии.

У *костных рыб* органы обоняния представлены парными *обонятельными мешками*. Обоняние у костных рыб очень тонкое.

У наземных животных: *амфибий, рептилий и птиц* ноздри становятся сквозными. Органы обоняния не имеют столь большого значения, как органы зрения и слуха.

Наиболее острое обоняние у *млекопитающих*. Оно играет в их жизни огромную роль. Прогрессивное развитие органов обоняния выражается в увеличении объема и усложнении обонятельной капсулы, отделении носоглотки от ротовой полости, за счет образовавшегося твердого неба. При помощи органов обоняния млекопитающие чувствуют запахи пищи, врагов, особей своего вида за несколько сот метров.

Органы осязания и вкуса наиболее развиты у млекопитающих.

Таким образом, органы чувств животных развивались прогрессивно от простых чувствующих клеток и примитивных органов к более сложным. Наиболее прогрессивно и эффективно они развиты у позвоночных.

ЭВОЛЮЦИЯ ВЫДЕЛИТЕЛЬНОЙ СИСТЕМЫ

У низших многоклеточных (*губок, кишечнополостных*) продукты обмена удаляются путем диффузии всей поверхностью тела.

Впервые специальные органы выделения – *протонефридии* появляются у *плоских червей*. Они представляют собой систему канальцев по всему телу, открывающихся наружу одним отверстием – *выделительной порой*. От главных каналов отходят более мелкие каналы, которые заканчиваются особыми клетками – *звездчатыми*. Продукты распада из межклеточного пространства диффузно попадают в клетку, затем в *выделительный каналец*, далее в *выделительную пору* (рис. 53).



Рис. 53. Выделительная система плоских червей



Рис. 54. Выделительная система кольчатых червей (метанефридии)

У *круглых червей* протонефридии сменили *кожные железы* с длинными каналами.

У *кольчатых червей* с появлением вторичной полости тела (целома) возникают *метанефридии*. Они представляют собой систему извитых канальцев. Один конец канальцев открывается в целом воронкой (*нефростомом*), другой конец – открывается *нефропорой* на боковой поверхности тела. У кольчатых червей метанефридии расположены в каждом

сегменте. Выделительную функцию выполняют как нефростом, так и стенки канальца (рис. 54).

У *моллюсков* нефридии сменились на *почки* мезодермального происхождения.

У *членистоногих* органы выделения метанефридиального типа. У *ракообразных* (речного рака) органы выделения представлены *зеленой железой*, которая расположена у основания длинных усов (рис. 55). У *насекомых* и *пауков* органами выделения являются специальные *мальпигиевы сосуды*. Они представляют собой выделительные трубки, одним концом открывающиеся в полость кишки, а другим в полость тела. Конечные продукты жизнедеятельности у них всасываются из гемолимфы и по трубочке впадают в кишечник. Экскреты выводятся через анус. Кроме того, у насекомых имеется жировое тело (*почка накопления*), куда из гемолимфы поступают вредные вещества, где они накапливаются, но никогда не выводятся.



Рис. 55. Выделительная система речного рака

Тип хордовые. Эволюция выделительной системы выражается в переходе от нефридиев у низших хордовых к специальным органам – почкам, состоящих из большого числа выделительных канальцев, соединяющихся с общим выводным протоком, и в последовательной смене трех типов почек.

У *головохордовых (ланцетника)* выделительная система устроена по типу нефридиев кольчатых червей. У ланцетника *нефридии* (100 пар)

расположены в области жаберных щелей. Один конец нефридиальной трубочки имеет ряд отверстий и открывается в целом. Отверстия – *нефростомы* замыкаются булавовидными клетками – *соленоцитами*. Соленоцит имеет внутри тонкий каналец с мерцательным волоском. Рядом с трубочкой в стенке целома расположены капилляры, через которые продукты распада фильтруются в целом, оттуда в каналец. Другой конец нефридиальной трубочки открывается в околожаберную полость, куда стекают продукты обмена, а затем через атриопор вместе с водой выводятся наружу (рис. 56).

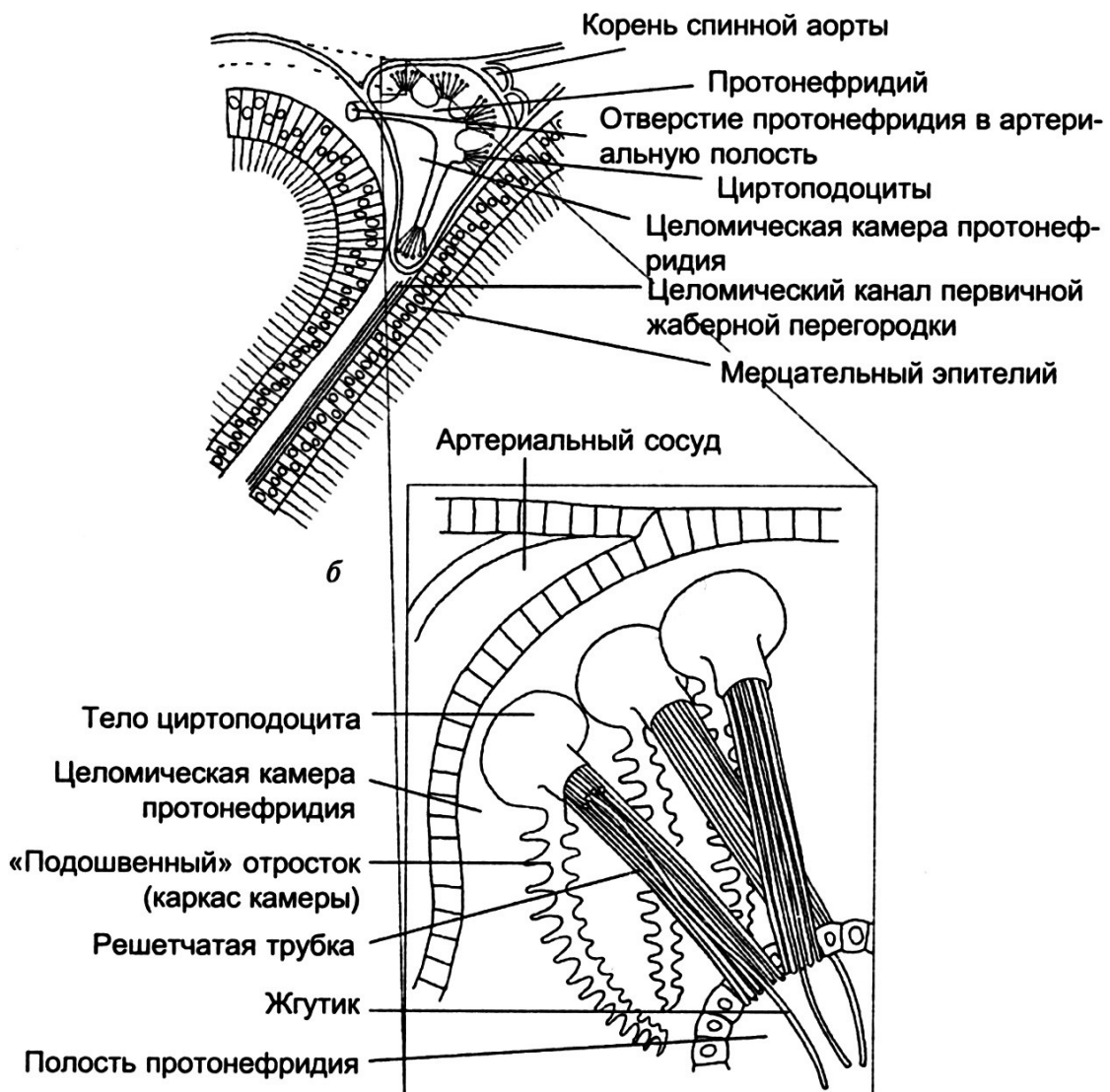


Рис. 56. Выделительная система ланцетника

У *позвоночных* органы выделения представлены *почками*. Почки имеют мезодермальное происхождение. Однако строение и механизм функционирования почек у разных групп позвоночных не одинаковы. В

процессе эволюции у позвоночных животных происходит смена трех типов почек: *головная*, или *предпочка (пронефрос)*, *туловищная*, или *первичная почка (мезанефрос)* и *тазовая*, или *вторичная почка (метанефрос)*. Прогрессивность почек зависит от строения почечных канальцев.

Предпочка имеется у *круглоротых (миксин)* и *некоторых рыб*. Она состоит из метамерно расположенных канальцев с воронками на конце, открывающимися во вторичную полость тела. Рядом с воронками находятся клубочки капилляров. Продукты распада путем диффузии переходят из капилляров в целом, а затем в воронки и по выделительным канальцам стекают в мочеточник. Такие канальцы похожи на метанефридии кольчатых червей. В этом случае продукты обмена выводятся из целома.

Первичная, или *туловищная почка* имеется у *миног, большинства рыб и земноводных*. Туловищные почки образовались из первичных (предпочек), и имеют более совершенное строение. В таких почках воронки нефридиев соединяются с клубочками капилляров, в результате чего образуются мальпигиева тельца. Таким образом, устанавливается непосредственная связь между кровеносной и выделительной системами. Выделительный каналец становится длиннее, делает изгибы, что позволяет производить обратное всасывание воды, глюкозы и др. веществ. У *миног* мочеточниками являются *вольфовы каналы*, впадающие в *мочеполовой синус*. У *хрящевых рыб* выводными протоками почек также являются *вольфовы каналы*, впадающие в клоаку. У *костных рыб* от почек идут *мочеточники*, гомологичные вольфовым каналам. Мочеточники объединяются в непарный канал и открываются на конце *мочеполового сосочка*. У некоторых видов имеется *мочевой пузырь* (рис. 57).



Рис. 57. Мочевыделительная система костных рыб

У *земноводных* органы выделения устроены по типу хрящевых рыб. Функцию мочеточников выполняются также *вольфовы каналы*, которые открываются в клоаку. У высших наземных земноводных в клоаку открывается и *мочевой пузырь* (рис. 58).



Рис. 58. Мочевыделительная система земноводных: А - самца; Б - самки.

Вторичная, или тазовая почка развита у *пресмыкающихся, птиц, млекопитающих*. В ней нет воронки (нефростома), т.е. связь с целомической полостью утрачивается. Единицей строения почки является *нефрон*. Он начинается *капсулой*, внутри которой находится *клубочек капилляров*. От почечного тельца отходит выделительный *извитой каналец*, впадающий в *собирательный канал*, который в свою очередь открывается в *почечную лоханку*. В сосудистых клубочках происходит фильтрация, и в почечные канальцы профильтровывается *первичная моча*. В почечных канальцах происходит обратное всасывание из первичной мочи воды, глюкозы и аминокислот, образуется *вторичная моча*. Накопившаяся в *почечной лоханке вторичная моча* по *мочеточникам* стекает в *мочевой пузырь*. Мочевой пузырь недоразвит у крокодилов, змей, некоторых ящериц и отсутствует у птиц (рис. 59, 60, 61).

Таким образом, разные типы почек имеют разные **принципы выделения**: выделение из полости тела – *предпочка*; смешанное выделение из полости тела и из крови – *туловищная почка*; из крови через мальпигиевы тельца – *тазовая почка*.

Выделение воды и продуктов обмена происходит: *из полости тела* – за счет воронковидных нефростом, открывающихся в полость тела; *из крови* – через мальпигиевы тельца (рис. 62).

Продукты выделения: у *водных позвоночных* – аммиак (при разбавлении с водной средой его ядовитые свойства снижаются); у *рептилий и птиц* – мочевая кислота; у *млекопитающих* – мочевины.

Таким образом, основное направление эволюции органов выделения животных шло от протонефридиев к метанефридиям у беспозвоночных и от них – к видоизмененным метанефридиям у ланцетников, а затем к почкам позвоночных. У некоторых животных в

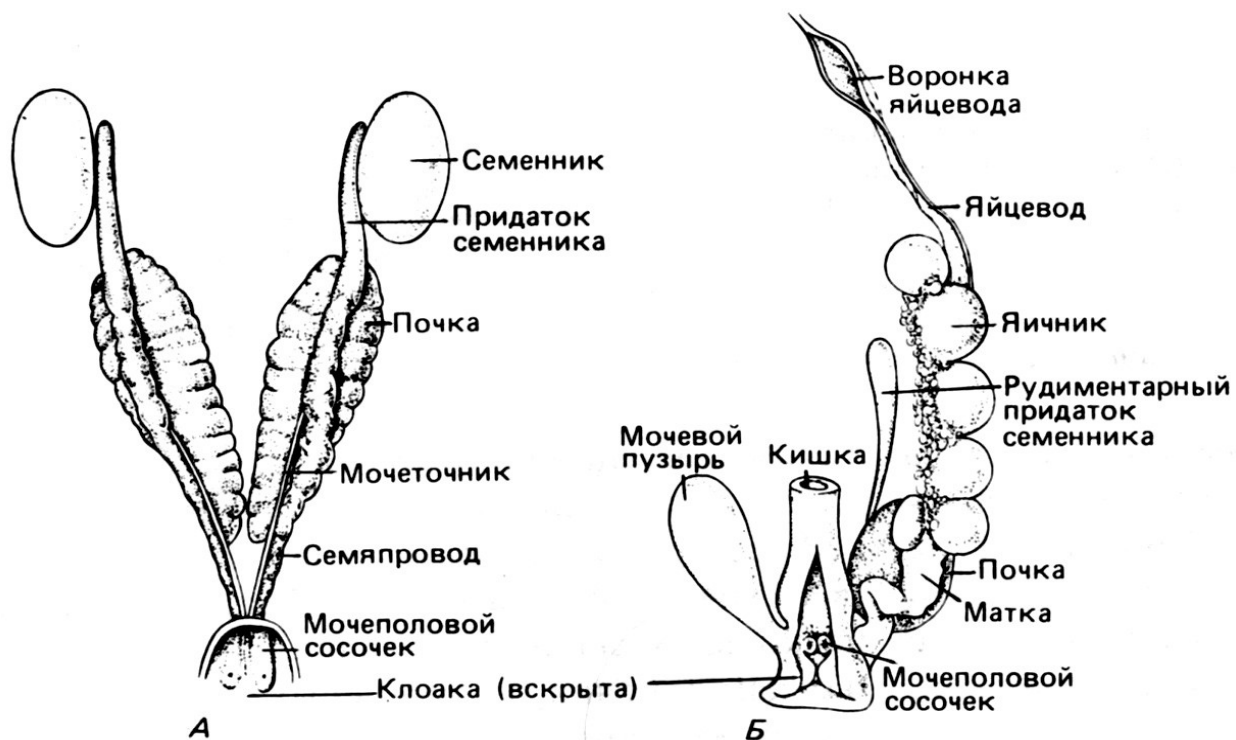


Рис. 59. Мочевыделительная система пресмыкающихся; А – самца; Б – самки



Рис. 60. Мочевыделительная система птиц: А – самца; Б – самки

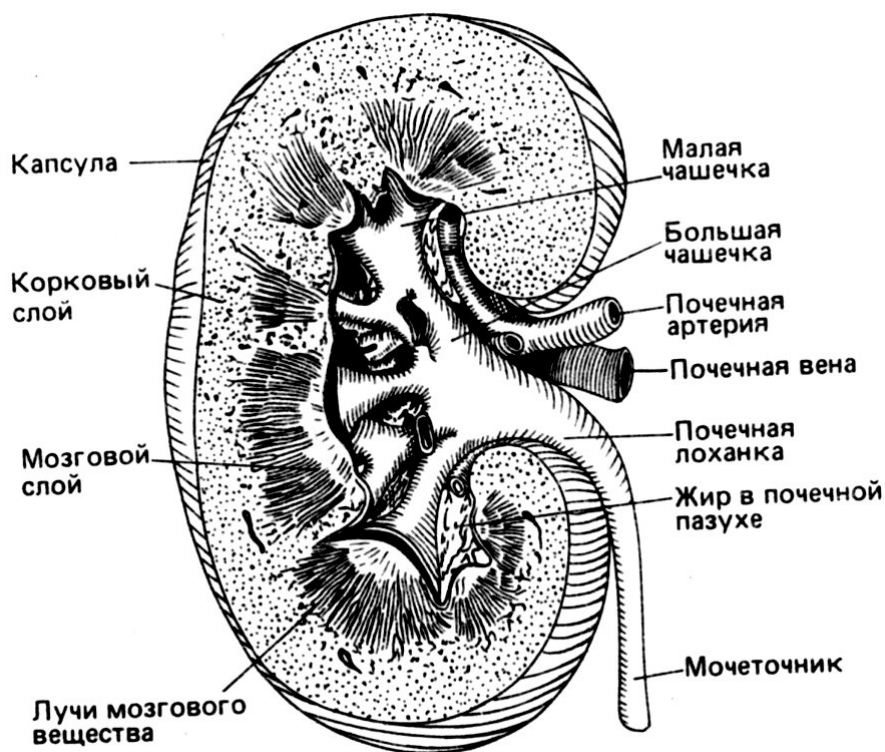


Рис. 61. Строение почки млекопитающих

процессе эволюции произошла смена органов выделения: у моллюсков и ракообразных на почки мезодермального происхождения, у паукообразных и насекомых на мальпигиевы сосуды.

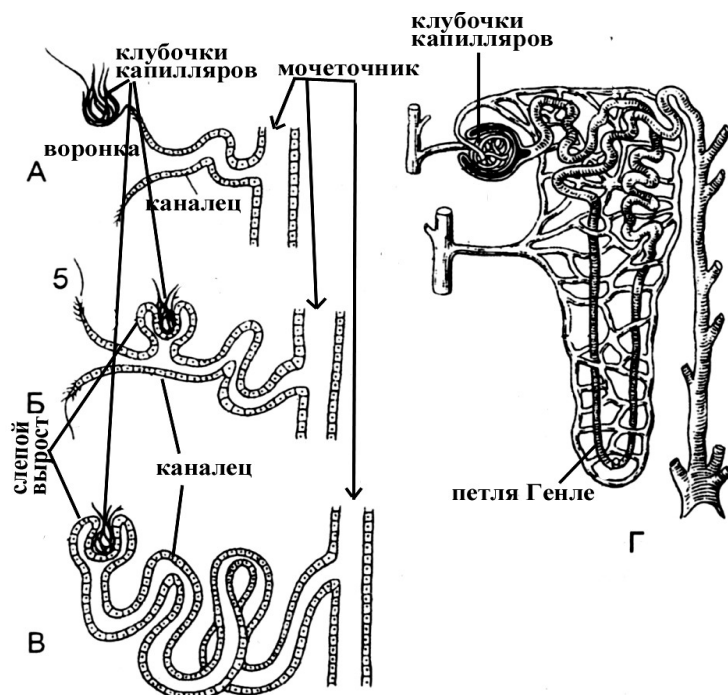


Рис. 62. Эволюция нефрона: А – предпочка; Б – туловищная почка; В – тазовая почка; Г – тазовая почка птиц и млекопитающих

ЭВОЛИЦИЯ ОРГАНОВ РАЗМНОЖЕНИЯ И ИНДИВИДУАЛЬНОГО РАЗВИТИЯ ЖИВОТНЫХ

В гонадах созревают половые клетки – гаметы, которые обычно выводятся из организма через яйцеводы и семяпроводы (у некоторых животных - через протоки органов выделения). К дополнительным органам относятся различные *железы, семенные сумки и семяприемники*.

Половые клетки у губок образуются из недифференцированных клеток в *мезоглеи*.

У **кишечнополостных** половые клетки через разрывы стенок тела выходят в водную среду. Среди кишечнополостных имеются как *разнополые*, так и *обоеполые* виды. Для многих характерно развитие с метаморфозом.

У многих **плоских червей** *гермафродитный тип половой системы*. Имеются *яичники* и *семенники*, образуется сложная система протоков: *семяпроводы, семяизвергательный канал* (мужская система), *яйцеводы, матка, влагалище* (женская система). У многих плоских червей половая система имеет значительные размеры в связи с паразитическим образом жизни. Оплодотворение внутреннее.

Круглые черви – *раздельнополые животные*. Оплодотворение внутреннее. Размножаются откладыванием яиц.

У **кольчатых червей** *гермафродитный тип половой системы*. У малощетинковых (дождевого червя) яичники и семенники расположены в разных члениках. Оплодотворение перекрестное.

Членистоногие *раздельнополые*. Оплодотворение наружное (у ракообразных), наружно-внутреннее (у пауков) или внутреннее (у насекомых). Половые клетки выделяются в полость тела, а оттуда выводятся через систему канальцев, связанных с нефридиями. Таким образом, выводные протоки половых желез и каналы выделительной системы тесно связаны.

Тип Хордовые. Среди хордовых гермафродитами являются только **оболочники**. Большинство хордовых раздельнополые. У низших хордовых мужские и женские железы по строению сходны.

У **ланцетника** *половые железы* имеют вид пузырьков, расположенных в стенках целома в области глотки. *Половых протоков нет*. Половые клетки через разрывы стенки попадают в околожаберную полость, затем через *атриопор* выносятся наружу.

У многих **позвоночных** в процессе эволюции возникает связь половых органов с выделительной системой, которая стала выполнять и функцию выведения половых продуктов, в результате чего развивается единая мочеполовая система. У *самцов* половые продукты выводятся из *гонад* в задний отдел *пронефроса* и далее в *первичный мочеточник (вольфов канал)*, открывающийся в *клоаку* или в *мочеполовой синус*. У *самок* яйцеклетки сначала попадают в *полость тела*, а затем улавливаются открытым передним концом *яйцевода (мюллеровым каналом)*, который открывается в *клоаку* или *мочеполовой синус*.

Рассмотрим особенности строения половой системы по классам позвоночных животных.

У **круглоротых** *половые железы непарные* и еще не имеют *специальных протоков*. Половые клетки попадают в полость тела, а затем в мочеполовой синус и через канал мочеполового сосочка наружу.

У **хрящевых рыб** *половые железы парные*, имеют *специальные выводящие протоки*. Парные *яйцеводы* не связаны с *яичниками*, а открываются рядом с *яичниками* в полости тела. *Половые и мочевые пути* у самок *раздельные*. У *самцов семенники* связаны канальцами с почками и впадают в *вольфов канал*, который выполняет функцию *мочеточника* и *семяпровода*. Оплодотворение *внутреннее*.

У **костных рыб** *половые железы* самцов и самок имеют самостоятельные протоки (рис. 57). Оплодотворение *наружное*, у некоторых *внутреннее*.

У **амфибий** половая система схожа с половой системой хрящевых рыб. *Семенники* имеют *придаток* (остаток мезонефрических почек). *Семяпроводы* открываются в парные мочеточники у впадения их в клоаку. У самок *яйцеводы* и мочеточники *раздельные* (рис. 58). Оплодотворение *внутреннее* у хвостатых амфибий и *наружное* у бесхвостых.

Пресмыкающиеся. У самцов к семенникам примыкают *придатки* (*остаток мезонефроса*). Канальца придатков впадают в *семяпровод* (*вольфов канал*), который не связан, как и у других высших позвоночных, с мочеточниками. У самок функцию *яйцеводов* выполняют *мюллеровы каналы*. Они не связаны с мочеточниками. Верхний отдел яйцеводов воронковидным расширением открывается в полость тела рядом с яичниками, а нижним – в клоаку (рис. 59). В среднем отделе яйцевода имеется железа, выделяющая белковую оболочку яйца. В нижней части яйцевода находятся железы, образующие пергаментообразную, а у черепах и крокодилов – известковую оболочку яйца. У многих рептилий левый яичник развит слабее.

У **птиц** развит только *левый яичник*. Яйцевод крупный и дифференцирован на отделы: передняя часть выделяет белковые вещества, а задняя – вещества, образующие скорлупу. *Яйцевод* открывается в клоаку. *Семенники* парные, к которым присоединяются слабо развитые *придатки*, гомологичные остаткам туловищных почек. От придатков отходят *семяпроводы*, которые расположены рядом с мочеточниками. У некоторых видов семяпроводы у места впадения в клоаку образуют *семенные пузыри*, где резервируется семя (рис. 60).

Млекопитающие. У **яйцекладущих** половая система схожа с рептилиями. У **плацентарных** усложнение половой системы связано с развитием детеныша в матке и с питанием его за счет организма матери через *плаценту*. *Яйцеводы* одним концом воронки открываются в брюшную полость рядом с яичниками. Нижние концы яйцеводов расширяются, срастаются и образуют *матку*. У большинства самцов *семенники* расположены в мошонке. Появляется сложная система *придаточных* желез (семенные пузырьки, предстательная железа).

Развитие животных может происходить с **метаморфозом (непрямое) и быть прямым**. У многих беспозвоночных может быть *половое* и *бесполое размножение* путем *почкования* (кишечнополостные, кольчатые черви) или *партеногенетическое*, когда развитие зародыша происходит из неоплодотворенной яйцеклетки (многие насекомые). В жизненных циклах беспозвоночных может быть чередование поколений с разным типом размножения: *метагенез* (поколение особей, размножающихся половым путем,

сменяются поколениями особей, размножающихся бесполом путем) и *гетерогенез* (внезапное появление особей, резко отличающихся по ряду признаков от родительских форм).

Многие беспозвоночные и высшие позвоночные перешли к внутреннему оплодотворению, что позволяет им производить меньше половых клеток. У птиц и млекопитающих количество потомства сокращается за счет проявления заботы о потомстве. Развитие зародыша в яйце с большим количеством питательных веществ, наличие ряда защитных *яйцевых* и *зародышевых оболочек* (*серозной, амниотической и аллантоиса*) у пресмыкающихся, птиц и яйцекладущих млекопитающих обеспечивают большую эффективность воспроизводства потомства. *Живорождение* у млекопитающих и выкармливание детенышей молоком оказалось наиболее прогрессивным в размножении и развитии животных.

ФИЛОГЕНИЯ БЕСПОЗВОНОЧНЫХ И ПОЗВОНОЧНЫХ ЖИВОТНЫХ

Филогенез, филогения – историческое развитие живых организмов, как в целом, так и отдельных таксономических групп: царств, типов (отделов), классов, отрядов (порядков), семейств, родов, видов. Термин филогенез был введен Э. Геккелем.

Современную систему животных, построенную на принципах родства, можно представить как родословное (или филогенетическое) древо, отражающее основные этапы эволюции животных. Филогенез различных групп организмов изучен неравномерно, что определяется разной степенью сохранности ископаемых остатков, древностью данной группы и т.д. Наиболее изучен филогенез позвоночных (особенно высших групп), из беспозвоночных лучше изучен филогенез моллюсков, иглокожих, членистоногих. Слабо изучен филогенез прокариот.

Первыми примитивными организмами были *прокариоты*, которые появились на Земле около 3,5 млрд. лет назад. Вероятно, они представляли

собой одноклеточные организмы, сходные с современными бактериями. Прокариоты не имели обособленного ядра, их генетический материал не организован в сложные хромосомы, по типу питания были гетеротрофами. Первыми автотрофы были хемосинтезирующие бактерии.

Первые эукариотические организмы появились 1,5 млрд. лет назад. У основания эволюционного древа животных находятся **одноклеточные эукариоты**, имеющие примитивный уровень организации (рис. 63). У одноклеточных все функции организма выполняет одна клетка. Существует несколько гипотез происхождения одноклеточных эукариотов: 1) эукариоты произошли от прокариот путем *симбиогенеза*, т.е. путем объединения прокариот с аэробными бактериями, которые превратились в митохондрии и хлоропласты. В пользу данной гипотезы говорит тот факт, что митохондрии и хлоропласты эукариот имеют собственные ДНК; 2) эукариоты произошли за счет *дифференциации* прокариотических клеток на цитоплазму и органоиды. Все типы современных простейших, вероятно, происходят от древних *саркожгутиковых*.

Многоклеточные более высокоорганизованные животные, у которых отдельные функции организма выполняют специальные клетки или органы. Считается, что многоклеточные произошли от гастралоподобных предков. Существует ряд гипотез происхождения многоклеточных животных. Наиболее широко известными являются гипотезы Э. Геккеля и И.И. Мечникова.

Теория гастреи, ее автор Э. Геккель. Он считал, что многоклеточные образовались от колонии одноклеточных, которую он назвал *морей*. В центре шаровидной морей произошло скопление студенистого вещества, а клетки распределились по периферии, в результате чего образовалась *бластия*. Такой организм вначале двигался при помощи псевдоподий, которые затем превратились в жгутики. В последующем из бластии путем впячивания клеток возник двухслойный организм – *гастрея*. Наружный слой гастреи у потомков сформировал *эктодерму*, внутренний *энтодерму*. Таким образом, согласно теории все многоклеточные животные произошли от одной прародительской формы – *гастреи*.

Теория фагоцителлы. И.И. Мечников предполагал, что предком многоклеточных животных была колония жгутиковых. Первый многоклеточный организм имел шаровидную форму, был покрыт слоем клеток со жгутиками и имел внутри тела пищеварительные амебоидные клетки, свободно плавал в воде. И.И. Мечников назвал его *фагоцителлой*. Вероятно, что от этого примитивного фагоцителообразного предка произошли типы многоклеточных с разным уровнем организации.

Дальнейшая эволюция многоклеточных шла в четырех направлениях. Одно из направлений эволюции привело к образованию *Типа Пластинчатых*, состоящих из одного слоя клеток и ведущих ползающий образ жизни.

Другое направление эволюции привело к формированию *Типа Губок* с *двумя слоями клеток*, не оформленных в ткани. У них еще не было нервной системы. Это неподвижные донные животные.

Третье направление эволюции привело к формированию *Типа Кишечнополостных*. Кишечнополостные уже настоящие *двухслойные* (эктодерма и энтодерма) животные с *первичной кишкой, ротом, радиальной симметрией, диффузной нервной системой*. Среди них имеются свободно плавающие животные и ведущие прикрепленный образ жизни. Дальнейшей эволюции кишечнополостных препятствовали радиальная симметрия и отсутствие мезодермы.

Четвертое направление эволюции привело к формированию более высокоорганизованных *трехслойных животных*. Ткани и органы этих животных образовались из трех слоев клеток (*зародышевых листков*) – *эктодермы, энтодермы и мезодермы*.



Рис. 63. Родословное дерево животных

Первыми трехслойными были животные похожие на планарий. Эволюция трехслойных животных шла в трех направлениях. Одно направление привело к образованию **плоских червей**, у которых отсутствует полость тела, а между органами расположена *паренхима*. Плоские черви являются первыми *билатеральными* животными (все последующие типы имеют такую симметрию). У них впервые появляются *мышечная система (гладкая)*, *нервные ганглии*. Однако, образовавшийся *кишечник слепозамкнутый*, не имеет анального отверстия.

Другое направление привело к образованию *первичнополостных* животных – **круглых червей**. *Кишечник* у них становится сквозным, состоит из *трех отделов* с анальным отверстием. Происходит дальнейшая концентрация нервных клеток, образуя *окологлоточное нервное кольцо*. Общим для плоских и кольчатых червей является наличие *кожно-мускульного мешка*, пищеварительной, выделительной, половой систем.

Третье направление эволюции трехслойных ведет к формированию *вторичнополостных* животных. Образование вторичной полости тела обеспечило большую подвижность и устойчивость внутренней среды организма. Вторичнополостные животные более высокоорганизованные: имеют кровеносную систему. К ним относятся все остальные беспозвоночные и хордовые животные.

Эволюция вторичнополостных животных привела к образованию *первичноротых* и *вторичноротых*.

Эволюция первичноротых. От предка первичноротых произошли *моллюски* и *первичные кольчатые черви*. В свою очередь от первичных кольчатых червей произошли современные *кольчатые черви* и *членистоногие*.

Кольчатые черви имеют прогрессивные черты организации: *вторичную полость тела, метамерно расчлененное тело, замкнутую кровеносную систему* (у других беспозвоночных незамкнутая), *окологлоточное кольцо и нервную цепочку*.

Членистоногие достигают большего совершенства: в кровеносной системе возникает *сердце*; в нервной системе усиливается *концентрация*

ганглиев; образуется *наружный скелет (хитиновый покров)*; характерно многообразие органов дыхания (*жабры, трахеи, легкие*); образуются *членистые конечности и крылья*. Более совершенное строение членистоногих позволило им широко заселить Землю.

Моллюски имеют *вторичную полость тела*, сложно устроенные внутренние органы (образуются *почки, трехкамерное сердце, жабры, легкие*), у большинства *известковую раковину*, защищающую тело. Однако у моллюсков *кровеносная система незамкнутая*, а *нервная система разбросано узлового типа*.

Эволюция вторичноротых. От предков вторичноротых произошли *иглокожие и хордовые*.

Иглокожие. Для них характерны: *вторичная полость тела*, *кровеносная система образует лакуны*, своеобразная *вододвигательная (амбулакральная) система*, *лучевая симметрия*, *нервная система в форме кольца с радиальными лучами*.

Тип Хордовые - наиболее прогрессивная ветвь вторичноротых животных. Хордовые произошли около 600 млн. лет назад. Их эволюция более изучена, чем беспозвоночных.

Первичные хордовые, вероятно, произошли от вторичноротых червеобразных предков. Обособление хордовых связано с увеличением подвижности. О филогенетических связях хордовых с беспозвоночными животными свидетельствует следующее: 1) *ткани и органы образуются из трех зародышевых листков (впервые образуются у плоских червей)*; 2) *билатеральная симметрия (возникает у плоских червей)*; 3) *вторичная полость тела (возникает у кольчатых червей)*; 4) *вторичный рот (родство с иглокожими)*; 5) *замкнутая кровеносная система (кольчатые черви)*; 6) *нефридии (кольчатые черви)*; 7) *метамерия (кольчатые черви)*.

Для *первых хордовых* было характерно образование осевого скелета в виде *хорды*, нервной системы в виде *нервной трубки* и *жаберных щелей*. Эти признаки в последующем сохраняются у хордовых в течение всей жизни или на

ранних этапах развития. От первичных хордовых произошли современные **подтипы: бесчерепные** (ланцетник) и **позвоночные животные**.

Подтип Личиночдохордовые – это боковая ветвь хордовых животных, которые в большинстве перешли к сидячему образу жизни, и потому признаки хордовых у них имеются только на личиночной стадии.

Подтип Бесчерепные. Класс Головохордовые - примитивные хордовые животные. У них имеются *нефридии*, сходные с метанефридиями кольчатых червей, *замкнутая кровеносная система* без сердца, как у кольчатых червей.

Предки **подтипа позвоночных** появились около 500 млн. лет назад. Их эволюция шла в двух направлениях: *бесчелюстные (круглоротые)* и *челюстноротые* (все остальные позвоночные).

Первые бесчелюстные имели панцирь из покровных костей (щитковые). Они жили в морских мелководьях и дельтах рек, имели рыбообразное тело, не имели парных плавников и челюстей. По типу питания являлись фильтраторами. Позднее щитковые бесчелюстные вымирают. К современным бесчелюстным относятся **миноги** и **миксины**. Они не имеют панциря. По типу питания бесчелюстные паразиты. Они питаются тканями рыб. Прогрессивные черты: *двухкамерное сердце, головной мозг из пяти отделов* (возникает впервые и сохраняется у всех позвоночных).

Первыми **челюстными** были **панцирные рыбы** произошли от панцирных бесчелюстных. Они уже имели прочный *внутренний скелет, мозговой и висцеральный череп, челюсти с зубами, парные плавники*. Эти рыбы вымерли. Их сменили хрящевые и костные рыбы, тело которых было покрыто чешуей.

Хрящевые рыбы были распространены в морях, а по типу питания являлись хищниками.

Костные рыбы первоначально появились в пресных водоемах. В отличие от хрящевых у костных рыб развилась *жаберная крышка и плавательный пузырь* (облегчает плавание в пресной воде). В палеозое в пересыхающих водоемах появились **лопастеперые рыбы (двоякодышащие и кистеперые)**, у которых дополнительно к жабрам развились легочные мешки для воздушного дыхания, а образовавшаяся на плавниках мускулатура позволяла опираться о

твердый субстрат. В дальнейшем костные рыбы заселили пресные и морские водоемы. В настоящее время костные рыбы одна из самых процветающих групп позвоночных животных, насчитывающей около 20 тыс. видов.

Прогрессивные черты рыб: *подвижные челюсти, парные конечности (брюшные и грудные плавники), позвоночник, полная черепная коробка, дыхание атмосферным воздухом, большая активность.*

Земноводные появились в девоне. Их эволюция представляет особый интерес как переходная форма из водной среды на сушу. Произошли земноводные от древних кистеперых рыб. Первыми земноводными были *ихтиостегиды (четвероногие рыбы)*. У них, как у рыб, был *хвостовой плавник, жаберная крышка, чешуя*. Но в отличие от рыб имели две пары *пятипалых конечностей* и *легкие*. Жили в основном в воде.

От ихтиостег произошли настоящие земноводные – *стегоцефалы (панцирноголовые)*. Голова стегоцефалов была покрыта панцирем из кожных костей. Стегоцефалы жили до начала мелового периода. Вероятно, они дали начало современным беспанцирным земноводным и первым пресмыкающимся.

Выход на сушу сопровождался ароморфозом: жаберное дыхание сменилось на *легочное*, а плавники на *пятипалые конечности*, *сердце* стало *трехкамерным*, возник *второй круг кровообращения*, изменились органы чувств, более совершенной стала *нервная система*.

Первые пресмыкающиеся появились в карбоне. Ископаемые остатки *сеймурии* имели черты земноводных и пресмыкающихся. Вероятно, от подобных форм и произошли первые пресмыкающиеся – *котилозавры*. Они еще имели череп в виде костной коробки (сходство со стегоцефалами) с отверстиями для глаз, ноздрей и теменного органа. Котилозавры достигли большого разнообразия и дали начало всем группам древних и современных пресмыкающихся. Эволюция пресмыкающихся шла относительно быстро. Она обусловлена разнообразными условиями обитания на суше, отсутствием конкуренции, большей подвижностью животных. Расцвет пресмыкающихся был в мезозое. Многие из них вторично перешли к жизни в воде. В конце мела вымирают *динозавры*. Одни ученые связывают их вымирание с глобальной

катастрофой (падение астероида), другие – с постепенной сменой растительности, климата, третьи считали, что динозавры не выдержали конкуренции с млекопитающими.

Освоение суши требовало существенной перестройки организма рептилий: *ороговевание эпидермиса и образование чешуй, или щитков (предохраняет тело от высыхания), усложнение строения легких, сердца, совершенствование скелета, образование зародышевых оболочек – серозной и амниотической (обеспечило способность размножаться на суше).*

Пресмыкающиеся дали начало двум новым классам позвоночных: млекопитающим и птицам.

Птицы произошли от *первоптиц* из группы *ящеротазовых динозавров*, бегающих на задних ногах. Из древних первоптиц найдены останки *длиннохвостого археоптерикса* и *веерохвостого протоависа*. Археоптерикс имел признаки пресмыкающихся (длинный хвост, зубы на челюстях, когти на крыльях) и птиц (оперенье, крылья, внешний облик). Ближе к птицам по строению оказался протоавис. Однако, считается, что эти виды не являются прямыми предками птиц. Настоящие птицы появились от первоптиц в конце мезозоя. Они еще имели мелкие зубы. Беззубые птицы появились в палеогене кайнозойской эры, широко распространились и в настоящее время их эволюция идет по пути биологического прогресса.

Прогрессивные особенности птиц: *теплокровность, четырехкамерное сердце, одна дуга аорты (создает полное разделение большого и малого кругов кровообращения).*

Млекопитающие появились раньше, чем птицы. Предполагается, что они произошли от *зверозубых ящеров*, которые имели ряд прогрессивных особенностей: зубы расположены в альвеолах, вторичное костное небо, конечности располагались под туловищем, а не по бокам, произошли изменения в скелете. Наиболее близкими к млекопитающим из зверозубых рептилий были *цинодонты*. Дальнейшая эволюция млекопитающих связана с изменением зубной системы. Эти изменения привели к образованию двух групп животных. Потомки одной группы – *многобугорчатые* были мелкими

животными, имели на коренных зубах многочисленные бугорки, сильно развитые резцы и не имели клыков. Возможно, что эта группа дала начало *однопроходным*.

Другая группа развивалась более прогрессивно. Это были мелкие зверьки, которые питались насекомыми, мелкими животными. В дальнейшем происходит разделение данной группы на две самостоятельные ветви – *Низшие, или Сумчатые и Высшие, или Плацентарные звери*.

Сумчатые млекопитающие возникли в меловой период. Наиболее древней группой сумчатых является *семейство опоссумов*. В процессе эволюции сумчатых вытеснили более высокоорганизованные плацентарные. В настоящее время сумчатые распространены в основном в Австралии, несколько видов обитают в Южной Америке, один вид на юге Северной Америке.

Плацентарные млекопитающие появились также в меловом периоде. Наиболее древней группой плацентарных считают *отряд Насекомоядных*. Предполагается, что они дали начало большинству групп последующих плацентарных. Возможно, непосредственно от насекомоядных произошли приматы.

В настоящее время большинство ученых придерживается взглядов о том, что отдельные ветви млекопитающих возникли от разных групп звероподобных рептилий, т.е. класс млекопитающие имеет полифилетическое происхождение.

Прогрессивная эволюция млекопитающих связана с приобретением важнейших приспособлений: *теплокровность, высокий уровень метаболизма, образование плаценты, вскармливание детеныша молоком, забота о потомстве, четырехкамерное сердце, одна дуга аорты, разделение артериальной и венозной крови, легкие альвеолярного строения, хорошо развит вторичный нервный свод – неопалиум*.

Таким образом, эволюция животных начинается от одноклеточных. От колоний одноклеточных жгутиковых могли произойти первые многоклеточные. От предков многоклеточных образовались однослойные (пластинчатые), двуслойные (губки, кишечнополостные) и трехслойные (первичные плоские черви) животные. От примитивных трехслойных с двусторонней симметрией

развивались бесполостные (плоские черви), первичнополостные (круглые черви) и первые вторичнополостные животные. От вторичнополостных произошли две группы: первичноротые и вторичноротые. Вершинами развития первичноротых стали моллюски и насекомые, а вторичноротых – хордовые.

ЛИТЕРАТУРА ОСНОВНАЯ

1. Введение в сравнительную анатомию позвоночных животных: основные понятия: учеб. пособие. Казань: Казан. гос. ун-т, 2006
2. Держинский Ф.Я. Сравнительная анатомия позвоночных животных: учеб. М.: Аспект Пресс, 2005.
3. Завалеева С.М., Сизова Е.А., Чиркова Е.Н. Эволюционно-функциональная морфология животных : учеб. пособие. Оренбург: Оренбург. гос. ун-т, 2007. <http://www.bibliorossica.com/book.html?currBookId=8757>
4. Константинов В. М. Сравнительная анатомия позвоночных животных: учеб. пособие. М: Академия, 2005.

ЛИТЕРАТУРА ДОПОЛНИТЕЛЬНАЯ

1. Беклемишев В.Н. Основы сравнительной анатомии беспозвоночных. Т. 1 и 2. М.: Наука, 1964.
2. Догель В.А. Сравнительная анатомия беспозвоночных. Ч.1 и 2. 1940.
3. Константинов В.М., Наумов С.П., Шаталова С.П. Зоология позвоночных. М.: Издат. Центр «Академия», 2000.
4. Наумов Н.П., Карташов Н.Н. Зоология позвоночных. Ч.1 и 2. М.: Высш. Школа, 1979.
5. Попов А.А. Основы теории эволюции. Казань. Изд-во «Тан-Заря», 2000.
6. Ромер А., Парсонс Т. Анатомия позвоночных. Ч.1 и 2. М.: Мир, 1992.
7. Хадорн Э., Венер Р. Общая зоология. М.: Мир, 1989.
8. Шарова И.Х. Зоология беспозвоночных. М.: Владос, 1999.
9. Шмальгаузен И.И. Основы сравнительной анатомии позвоночных животных. М.: Совет. Наука, 1974